PGS. TS. NGUYỄN NHƯ HIỀN
ThS. VŨ XUÂN DŨNG

Sinh học CƠ THỂ



NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

PGS. TS. NGUYỄN NHƯ HIỀN
ThS. VŨ XUÂN DŨNG

SINH HỌC CƠ THỂ

(THỰC VẬT VÀ ĐỘNG VẬT)

(Dùng cho sinh viên Cao đẳng, Đại học chuyên ngành
Sinh học, Công nghệ Sinh học, Nông - Lâm - Ngư nghiệp
và giáo viên Sinh học phổ thông)

NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

LỜI NÓI ĐẦU

Sinh học cơ thể là một trong những giáo trình cơ bản của chương trình đào tạo Cao đẳng và Đại học cho các sinh viên chuyên ngành về Khoa học sự sống.

Giáo trình có thể dùng làm tài liệu học tập cho sinh viên các Trường Cao đẳng và Đại học, đồng thời có thể dùng làm tài liệu tham khảo cho các giáo viên và học sinh Trung học phổ thông về kiến thức Sinh học cơ thể được dạy ở lớp 11.

Cơ thể sống dù là cơ thể đơn bào (chỉ gồm một tế bào) hay cơ thể đa bào (gồm rất nhiều tế bào biệt hóa khác nhau) là hệ thống mở luôn trao đổi vật chất, năng lượng và thông tin với môi trường. Trong quá trình tiến hóa của sự sống, những cơ thể xuất hiện đầu tiên là những cơ thể đơn bào nhân sơ cách đây khoảng 3,5 tỷ năm, và về sau cách đây khoảng trên 2 tỷ năm, xuất hiện cơ thể đơn bào nhân chuẩn. Các cơ thể đa bào nhân chuẩn xuất hiện cách đây khoảng 1 tỷ năm trên cơ sở các tập đoàn đơn bào nhân chuẩn với sự biệt hóa tế bào về cấu trúc và chức năng đã hình thành nên nhiều loại mô và cơ quan trong các cơ thể Tảo, Nấm, Thực vật và Động vật.

Sinh học vi sinh vật nghiên cứu sinh học của các cơ thể đơn bào như vi khuẩn, động vật nguyên sinh và các cơ thể đa bào bậc thấp như Nấm, Tảo. ***Sinh học cơ thể*** chủ yếu đề cập đến sinh học các cơ thể đa bào bậc cao như thực vật và động vật, là những sinh vật có mức độ tiến hóa cao nhất trong sinh giới và có tầm quan trọng đối với sản xuất và đời sống của con người. Sinh học cơ thể tập trung nghiên cứu những đặc tính cơ bản của cơ thể như chuyển hóa vật chất và năng lượng, sinh trưởng, phát triển và sinh sản, cũng như tính cảm ứng và thích nghi với môi trường sống.

Giáo trình gồm 5 phần và 8 chương: *Phần Mở đầu* giới thiệu khái quát về cơ thể thực vật và động vật, những đặc điểm chung nhau và khác nhau giữa chúng, giúp cho bạn đọc có thể thấy được các đặc điểm sai khác giữa thực vật và động vật ở các phần sau là do phương thức sống khác nhau của chúng quy định. *Phần Một* giới thiệu sự chuyển hóa vật chất và năng lượng ở thực vật và động vật, tuy được giới thiệu riêng biệt nhưng vẫn mang tính chất chung của hiện tượng chuyển hóa vật chất và năng lượng của cơ thể

sống. *Phần Hai* giới thiệu về tính cảm ứng của thực vật và động vật ở hai chương khác nhau để thấy rõ sự khác biệt giữa thực vật và động vật là do phương thức dinh dưỡng và do môi trường sống quy định. *Phần Ba* giới thiệu sự sinh trưởng và phát triển, *phần Bốn* giới thiệu sự sinh sản của thực vật và động vật trong các chương riêng biệt cho thấy rõ, tuy có nhiều đặc điểm chung nhưng chúng tiến hóa thích nghi với phương thức sống và môi trường sống khác nhau của chúng. Trong từng chương, ngoài việc giới thiệu các kiến thức cơ bản và cập nhật về sinh học cơ thể thực vật và động vật trên quan niệm cấu trúc luôn liên hệ đến chức năng, cấu trúc và chức năng luôn liên hệ với môi trường sống trong quá trình tiến hóa lâu dài của cơ thể đa bào, giáo trình cố gắng giới thiệu các ứng dụng công nghệ sinh học có liên quan đến cơ thể thực vật và động vật mà hiện nay thế giới quan tâm như công nghệ vi nhân giống cây trồng, công nghệ nhân bản vật nuôi và công nghệ tế bào gốc ứng dụng trong Y Dược học.

Tuy tác giả đã có nhiều cố gắng để trình bày một cách khái quát về Sinh học cơ thể, bao gồm cả Sinh học Thực vật và Sinh học Động vật, nhưng do vấn đề rộng lớn và phức tạp cho nên không thể tránh được các sai sót. Tác giả mong nhận được ý kiến đóng góp của độc giả để giáo trình ngày càng được hoàn thiện hơn. Mọi đóng góp xin gửi về: *Công ty Cổ phần Sách Đại học - Dạy nghề*, Nhà xuất bản Giáo dục, 25 Hàn Thuyên, Hà Nội.

CÁC TÁC GIẢ

MỤC LỤC

PHẦN BA. SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN

PHẦN BỐN. SỰ SINH SẢN

PHẦN MỞ ĐẦU

I– NGUỒN GỐC CỦA THỰC VẬT VÀ ĐỘNG VẬT

Thực vật và động vật là những cơ thể đa bào gồm nhiều tế bào thuộc dạng tế bào nhân chuẩn (Eucaryota) có nguồn gốc chung từ cơ thể đơn bào nguyên thủy thuộc giới Nguyên sinh thông qua một dạng tập đoàn đơn bào nào đấy. Các cơ thể đơn bào nhân sơ (Procaryota) thường tồn tại ở dạng đơn bào là chủ yếu, một số dạng là tập đoàn (colonies) như một số vi khuẩn hoặc vi khuẩn lam nhưng không bắt buộc (nghĩa là chúng có thể sống ở dạng cá thể). Các cơ thể thuộc dạng nhân chuẩn (Eucaryota) đa số là đa bào và có cấu tạo phức tạp. Trong giới Nguyên sinh đã xuất hiện nhiều dạng tập đoàn, trong đó các tế bào liên kết với nhau trên cơ sở phân công lao động và chức năng, *ví dụ* phân công giữa các tế bào có chức năng dinh dưỡng và tế bào có chức năng bảo vệ (tập đoàn *Pandorina* bao gồm hàng chục đến hàng trăm tế bào dạng trùng roi), hoặc phân công giữa tế bào có chức năng dinh dưỡng và tế bào có chức năng sinh sản (tập đoàn *Volvox* bao gồm hàng nghìn tế bào tảo lục). Sự phân hóa chức năng trong tập đoàn làm cho tập đoàn thích nghi với môi trường hiệu quả hơn và dẫn đến phân hóa và biệt hóa các dạng tế bào khác nhau thực hiện những chức năng khác nhau. Từ những tập đoàn này, khi sự phân công về chức năng và biệt hóa về hình thái đạt mức độ lệ thuộc nhau một cách bắt buộc để tồn tại và phát triển, thì chúng trở thành những cơ thể đa bào thực thụ.

Tổ tiên của thực vật có thể được bắt nguồn từ dạng tập đoàn tảo lục quang tự dưỡng tương tự như *Volvox*, sau đó trải qua giai đoạn đa bào nguyên thủy giống như tảo đa bào *Charophyta* hiện nay (*Charophyta* là tảo lục đa bào có nhiều đặc điểm giống với Rêu hiện nay).

Tổ tiên của động vật có thể được bắt nguồn từ dạng tập đoàn trùng roi dị dưỡng thông qua một dạng đa bào nguyên thủy nào đấy đã có xoang tiêu hóa, chúng có ưu thế chuyển động nhanh và bắt các đơn bào khác và tiêu hóa chúng trong xoang.

Như vậy thực vật và động vật tuy có nguồn gốc từ Nguyên sinh vật nhưng từ đầu đã phân hóa theo hai hướng khác nhau do phương thức dinh dưỡng khác nhau. Động vật là cơ thể hóa dị dưỡng, còn thực vật là cơ thể quang tự dưỡng. Chính sự khác nhau trong phương thức dinh dưỡng đã dẫn đến khác nhau về cấu tạo cơ thể và lối sống. Tuy nhiên chúng vẫn duy trì nhiều điểm giống nhau vì phải chịu những thách thức của môi trường sống như nhau.

II– NHỮNG ĐẶC ĐIỂM GIỐNG NHAU VÀ KHÁC NHAU GIỮA THỰC VẬT VÀ ĐỘNG VẬT

Thực vật và động vật phải chịu những thách thức như nhau:

– Phải thu nhận chất dinh dưỡng.

– Phải trao đổi khí O_2 và CO_2.

– Phải duy trì cân bằng nước và muối.

– Phải chuyên chở các chất đến và đi khỏi các mô.

– Phải chịu đựng lực cơ học.

– Phải sinh trưởng, sinh sản và phát triển.

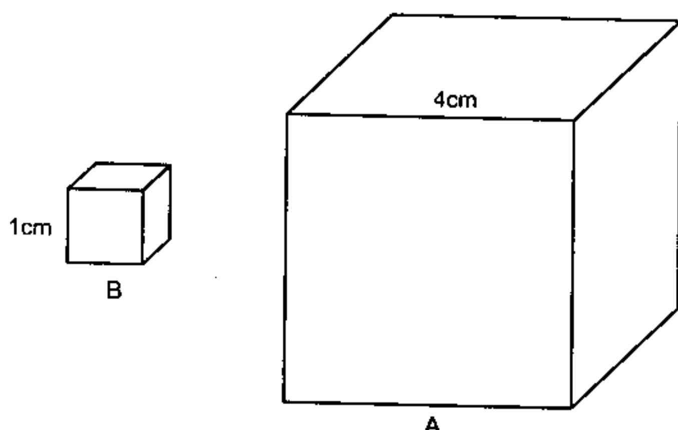
– Cơ thể được phân hóa thành cơ quan, mô và tế bào có cấu tạo và chức năng khác nhau do đó phải có sự tự điều hòa trong nội bộ cũng như điều hòa thích ứng với môi trường.

Để giải quyết những thách thức trên đây, thực vật và động vật có những phương thức cấu tạo và hoạt động sống giống nhau và khác nhau như sau:

1. Về cấu trúc cơ thể

– Cơ thể thực vật cũng như động vật đều là cơ thể đa bào nhân chuẩn gồm rất nhiều tế bào phân hóa khác nhau đảm nhiệm những chức năng khác nhau. Sự xuất hiện cơ thể đa bào là bước tiến lớn trong quá trình tiến hóa có nhiều ưu thế trong cuộc đấu tranh sinh tồn và phát triển của sinh vật so với cơ thể đơn bào. Đa số cơ thể đa bào có kích thước cơ thể to lớn. Như đã biết, hệ thống sống là hệ mở luôn phải trao đổi vật chất, năng lượng và thông tin với môi trường cho nên vấn đề tỷ lệ giữa diện tích bề mặt với thể tích cơ thể là vấn đề sống còn. Các cơ thể đơn bào thường có kích thước bé làm tăng tỷ lệ bề mặt trao đổi so với thể tích cơ thể. Nếu thể tích cơ thể tăng cao thì bề mặt hấp thụ và bài xuất các chất cần thiết sẽ không bảo đảm cho sự tồn tại, vì vậy cơ thể càng lớn đòi hỏi phải cấu tạo gồm nhiều đơn vị bé hơn (tức là gồm nhiều tế bào) để tăng tổng diện tích trao đổi. Quy luật này không chỉ đúng với cấp độ tế bào mà cả ở cấp độ cơ thể. Cơ thể đa bào không phải là một khối đồng nhất mà bao gồm nhiều đơn vị tế bào, do đó vấn đề cơ thể phải giải quyết là thực hiện sự trao đổi chất qua bề mặt cơ thể với môi trường (không khí hoặc nước), đồng thời phải thực hiện sự lưu thông phân phối các chất từ mô này đến mô khác thông qua sự trao đổi chất qua từng tế bào, như vậy ở đây sự trao đổi chất cũng phụ thuộc vào tỷ lệ bề mặt với thể tích. Các cơ thể bé, *ví dụ* chuột nhắt có tỷ lệ bề mặt cơ thể trên thể tích cơ thể là lớn hơn so với con voi, do đó chuột hoạt sống tích cực hơn,

sinh sản nhanh hơn, quần thể nhiều hơn, phân bố rộng hơn so với voi. Trong cấu trúc cơ thể, các cơ quan thường phải phân nhánh, phân ô thành nhiều đơn vị bé hơn cũng là để tăng cao tỷ lệ bề mặt trên thể tích, tức là tăng cao trao đổi chất. *Ví dụ* cây có nhiều lá, lá có nhiều khí khổng bé, rễ phân nhiều rễ con có nhiều lông hút bé. Hệ tuần hoàn, hệ hô hấp, hệ bài tiết... ở động vật đều có cấu tạo gồm nhiều nhánh nhỏ (mao mạch, tiểu phế quản, phế nang, nephron) (hình 1).



So sánh tỷ lệ diện tích/thể tích của 2 dạng cấu trúc. A. Cấu trúc lớn với một cạnh là 4cm thì tỷ lệ diện tích/thể tích = 6/4. B. Cấu trúc nhỏ với mỗi cạnh là 1cm thì tỷ lệ diện tích/thể tích = 6/1 nên sẽ trao đổi chất qua bề mặt nhiều hơn.

– Trong cơ thể đa bào, mỗi tập hợp tế bào phân hóa thực hiện một chức năng nhất định nào đó được gọi là mô. *Ví dụ* ở thực vật cũng như động vật có mô biểu bì có chức năng bảo vệ, có mô cứng có chức năng nâng đỡ... Các mô cùng thực hiện một chức năng nhất định nào đó tập hợp thành cơ quan, *ví dụ* ở thực vật có lá để quang hợp, có rễ để hấp thụ nước và khoáng; ở động vật có tim để co bóp đẩy máu, có phổi để trao đổi khí... Sự phân hóa chức năng làm cho cơ thể đa bào tăng cường khả năng thích nghi với các điều kiện sống khác nhau, đặc biệt là đối với môi trường ở cạn. Chúng ta đều biết rằng, trong quá trình tiến hóa của sinh vật trên Trái Đất, sự chuyển từ đời sống ở nước lên đời sống ở cạn là một bước tiến hóa quyết định trong sự tồn tại và phát triển của cơ thể đa bào (Các cơ thể đa bào bậc cao sống ở nước là hiện tượng thứ sinh). Các sinh vật đơn bào thực hiện trao đổi khí và nước qua bề mặt tế bào đòi hỏi phải có nước hoặc ẩm ướt, trong điều kiện khô hạn, qua bề mặt ẩm ướt nước sẽ bay hơi làm chúng mất nước và sẽ chết. Đối với cơ thể đa bào các tế bào đều phải luôn luôn được tẩm ướt nhờ dịch gian bào, trong dịch gian bào phải luôn luôn có đủ khí, nước và chất dinh dưỡng

do các cơ quan chuyên hóa của cơ thể cung cấp, vì bản thân các tế bào không tiếp xúc trực tiếp với môi trường ngoài.

– Do đặc điểm khác nhau về phương thức dinh dưỡng cho nên trong cấu tạo của cơ thể thực vật có nhiều đặc điểm khác với cơ thể động vật. Thực vật dinh dưỡng theo phương thức quang tự dưỡng, vấn đề thu nhận ánh sáng, thu nhận nước và các chất vô cơ, đặc biệt là CO_2 và hợp chất nitơ từ đất là vấn đề sống còn, vì vậy cơ thể, của chúng phân hóa theo hướng có thành xenluloz vững chắc, sống cố định, có bộ rễ bám vào đất để hấp thụ chất vô cơ và nước, có thân hình cứng cáp vươn cao, có cành lá tỏa rộng, có các tế bào có lục lạp chứa clorophyl để thu nhận ánh sáng. Đồng thời thực vật có hệ không bào phát triển tạo sức trương giúp thực vật thêm vững chắc và tạo động lực hấp thụ nước, các chất khoáng. Thực vật có phân hóa mô tạo thành hệ mạch dẫn để dẫn nước, các chất vô cơ và hữu cơ. Thực vật có mô phân sinh luôn sinh trưởng và phát triển tạo điều kiện cho thực vật sinh trưởng liên tục về rễ, cành, lá, đáp ứng nhu cầu quang hợp và trao đổi khí.

Trái lại động vật là những cơ thể hóa dị dưỡng - bắt ăn các các cơ thể khác và tiêu hóa hấp thu trong ống tiêu hóa. Do đó cơ thể động vật phân hóa theo hướng có hệ cơ xương nên chúng vận động linh hoạt trong không gian để kiếm mồi; vận động có định hướng do phân hóa đầu đuôi, phân hóa cơ quan săn bắt mồi, cơ quan tiêu hóa hấp thu chất dinh dưỡng, cơ quan phân phối các chất, cơ quan trao đổi khí, cơ quan bài tiết. Như vậy do hoạt động sống phức tạp, phân hóa nhiều cơ quan, nhiều loại mô khác nhau nên cơ thể động vật cần có hệ cơ quan điều chỉnh không chỉ bằng thể dịch mà bằng thần kinh (có hệ thần kinh).

2. Về phương thức trao đổi khí O_2, CO_2 và nước

Thực vật cũng như động vật cần trao đổi O_2, CO_2 và nước với môi trường nhưng chúng thực hiện theo những phương thức khác nhau: Thực vật vừa quang hợp vừa hô hấp, khi quang hợp chúng cần CO_2 và H_2O và thải ra O_2; ngược lại khi hô hấp chúng cần O_2 và thải ra CO_2 và H_2O. Trong lúc đó động vật sử dụng chất hữu cơ làm nguồn năng lượng thông qua hô hấp, nghĩa là tiêu thụ O_2 và thải ra CO_2 và H_2O. CO_2 là chất độc đối với động vật cần được thải ra khỏi cơ thể.

Đối với thực vật, sự trao đổi khí với môi trường thông qua khí khổng ở lá và qua khoảng gian bào, cũng tương tự như ở một số động vật chân khớp, trao đổi khí thông qua lỗ khí và hệ thống ống khí len lỏi khắp các mô. Tuy nhiên đối với đa số động vật thì sự trao đổi khí được thực hiện thông qua hệ hô hấp và hệ tuần hoàn.

3. Về sự chuyển hóa nitơ

Thực vật và động vật tuy đều cần nitơ để xây dựng nên các axit amin, các protein, các nucleotit và axit nucleic, và chúng đều không thể trực tiếp đồng hóa nitơ phân tử (N_2) có rất nhiều trong môi trường không khí (78%) (khác với vi khuẩn là vi khuẩn có khả năng đồng hóa được nitơ không khí), nhưng chúng có những phương thức đồng hóa nitơ khác nhau. Thực vật hấp thụ và đồng hóa nitơ từ các dạng hợp chất nitơ vô cơ như amonia hoặc nitrat từ đất và nước, trong lúc đó động vật sử dụng nitơ từ nguồn chất hữu cơ do các cơ thể khác cung cấp. Vì vậy đối với động vật, việc thu nhận nguồn nitơ và thải các hợp chất thừa chứa nitơ là khó khăn và phức tạp hơn so với thực vật.

4. Về sự vận chuyển sản phẩm

Thực vật và động vật đều có hệ mạch để chuyên chở phân phối nước, chất dinh dưỡng cho các mô và tế bào. Thực vật có hệ mạch dẫn bao gồm mạch gỗ (xylem) dùng để dẫn nước và chất dinh dưỡng vô cơ hấp thụ được từ đất qua rễ lên thân, cành, đến lá và mạch rây (phloem) dùng để dẫn nước và các chất dinh dưỡng hữu cơ từ lá đến các mô của cơ thể. Động vật có hệ tuần hoàn gồm tim để đẩy máu, hệ mạch để chuyên chở phân phối nước và chất dinh dưỡng đến các mô theo một chiều.

5. Về cân bằng nội mô

Cơ thể thực vật cũng như động vật gồm nhiều tế bào và giữa các tế bào cạnh nhau đều có khoảng không gian ngoại bào chứa chất dịch khác với chất dịch chứa trong khoảng không gian nội bào nhưng lại được thông thương với nhau theo cách khác nhau.

Đối với động vật, các tế bào đều được tắm mình trong dịch mô bao quanh tế bào và dịch mô thông thương với môi trường ngoài (đối với đa số động vật không xương sống), hoặc thông qua máu của hệ tuần hoàn (động vật có xương sống). Như vậy đối với cả thực vật và động vật đòi hỏi phải có cơ chế điều chỉnh để duy trì nồng độ ổn định các chất chứa trong các dịch này (cân bằng nội môi).

Đối với thực vật, dịch nội bào được thông thương trực tiếp với nhau qua cầu tế bào chất (plasmodesma) tạo nên con đường thông thương tế bào chất (symplast), còn khoảng không gian ngoại bào là dịch gian bào và thành vỏ xenluloz tạo nên con đường thông thương gian bào (apoplast). Nước và các chất vô cơ trong đất được chuyên chở vào rễ bằng cả hai con đường trên đây, còn chuyên chở đến các phần khác của cây chỉ bằng con đường tế bào chất.

Các dịch nội bào cũng như gian bào đều là dung dịch nước và như vậy các cơ thể dù là sống trong nước, trong đất hay trên cạn đều phải cần đến nước như là dung môi cho các dịch nội bào và gian bào. Nếu tế bào không được tắm mình trong dung dịch nước thì tế bào ngừng hoạt động và cơ thể sẽ chết. Hơn nữa, trong dung dịch nội môi có hòa tan nhiều ion khác nhau cho nên cơ thể cần phải có cơ chế bảo đảm sự cân bằng áp suất thẩm thấu (cân bằng nội môi) để có thể tồn tại được trong điều kiện môi trường thay đổi. Một số cơ thể có cơ chế bảo vệ sự mất nước như hình thành trạng thái bào tử chịu hạn, hoặc đi vào trạng thái "ngủ đông" giảm thiểu trao đổi chất và khi có nước sẽ hoạt động trở lại (trạng thái ngủ của hạt). Đối với các cơ thể ở cạn như đa số thực vật và động vật thì vấn đề cung cấp nước là vấn đề gay cấn bởi vì nước luôn bốc hơi khỏi bề mặt cơ thể. *Ví dụ* đối với thực vật, 99% nước được hút từ rễ bị bốc hơi qua lá. Động vật hấp thụ nước từ nước uống hoặc thức ăn và thải nước qua bề mặt cơ thể, hoặc qua cơ quan bài tiết. Cơ thể thực vật và cơ thể động vật có các cơ chế điều hòa áp suất thẩm thấu khác nhau. Nhiều thực vật cũng như động vật thích nghi sống trong nước mặn bằng cách không hấp thụ muối hoặc thải loại muối, hoặc tích trữ muối vào một nơi nào đó trong cơ thể để bảo đảm cân bằng nội môi (*ví dụ* bọn chim biển, rùa biển có tuyến muối để tích trữ muối, hoặc thực vật biển tích muối ở lá...). Cơ thể thực vật cũng như động vật điều hòa cân bằng nội môi bằng hệ thống bơm ion có trong màng sinh chất và bằng dung dịch đệm có trong dịch cơ thể.

6. Về phương thức sinh sản

Thực vật và động vật thường sinh sản bằng hữu tính, nghĩa là phải sinh sản ra giao tử đực (tinh trùng) và giao tử cái (trứng) mang bộ nhiễm sắc thể đơn bội n để khi thụ tinh tạo nên hợp tử $2n$ NST. Buổi sơ khai, cơ thể sống trong môi trường nước nên tinh trùng có roi có khả năng di chuyển để dễ dàng gặp gỡ trứng. Khi chuyển lên sống trên cạn, đối với thực vật thấp như rêu, dương xỉ, tinh trùng vẫn còn có roi và thụ tinh cần môi trường ẩm ướt; đối với thực vật có hạt thích nghi đời sống trên cạn thì tinh trùng (chứa trong hạt phấn) không có roi vì vậy sự thụ tinh xảy ra nhờ gió hoặc côn trùng. Đối với động vật, phương thức thụ tinh xảy ra ngoài cơ thể hay xảy ra trong cơ thể thì tinh trùng đều có roi (đuôi) (đuôi của tinh trùng động vật có cấu tạo 9+2 vi ống giống như roi).

Hợp tử chỉ là tế bào khởi đầu, chưa phải là cơ thể cho nên hợp tử phải trải qua giai đoạn sinh trưởng và phát triển để hình thành cơ thể trưởng

thành. Cơ thể trưởng thành có thể sản sinh ra giao tử và sẽ cho ra thế hệ con cháu về sau. Thông qua phương thức sinh sản hữu tính, các loài thực vật cũng như động vật có ưu thế trong chọn lọc tự nhiên và tiến hóa nhờ sự đa dạng di truyền trong hệ gen của nhiều thế hệ liên tục. Tuy nhiên do sự phân hóa khác nhau, thực vật và động vật có nhiều đặc điểm khác nhau về sinh sản, sinh trưởng và phát triển mặc dù chúng đều mang tính thích nghi với đời sống ở cạn.

Sự thụ phấn, thụ tinh kép và tạo hạt ở thực vật cũng là phương thức thích nghi với đời sống ở cạn. Đối với động vật, sự phát triển phôi trong màng phôi, sự phát triển biến thái qua giai đoạn ấu trùng cũng đều là những phương thức thích nghi với môi trường ở cạn khác nhau.

PHẦN MỘT
CHUYỂN HÓA VẬT CHẤT VÀ NĂNG LƯỢNG

Chương 1

CHUYỂN HÓA VẬT CHẤT VÀ NĂNG LƯỢNG Ở THỰC VẬT

Mục tiêu:

– Trình bày được cơ chế hấp thụ nước và vận chuyển nước trong cây.

– Trình bày được nhu cầu dinh dưỡng khoáng và trao đổi khoáng của cây.

– Phân tích ba giai đoạn hô hấp tế bào và các nhân tố gây ảnh hưởng đến hô hấp.

– Phân tích hai giai đoạn của quang hợp và các nhân tố gây ảnh hưởng đến quang hợp của cây.

– Nêu được các ứng dụng để tăng năng suất cây trồng, bảo quản nông sản thực phẩm.

1.1. TRAO ĐỔI NƯỚC VÀ VẬN CHUYỂN NƯỚC

1.1.1. Cơ chế hấp thụ và vận chuyển nước và muối khoáng

Tảo và tổ tiên thực vật ở nước hấp thụ nước, muối khoáng và CO_2 trực tiếp từ nước thấm qua các tế bào của cơ thể. Rêu chưa có hệ mạch dẫn nên phải sống trong môi trường nước và ẩm. Thực vật có mạch như dương xỉ, hạt trần, hạt kín thích nghi với đời sống ở cạn có phân hóa hệ mạch dẫn để chuyên chở nước, chất khoáng và chất hữu cơ. Rễ hấp thụ nước và muối khoáng từ đất, còn thân, lá hấp thụ ánh sáng và CO_2 để quang hợp và tổng hợp chất hữu cơ. Hệ mạch xylem chuyên chở nước và muối khoáng từ rễ lên thân, cành và lá. Hệ mạch phloem chuyên chở đường từ lá đến những nơi cần sinh trưởng và trao đổi chất. Nhờ có hệ mạch dẫn như vậy, nước va các chất được vận chuyển rất xa. *Ví dụ*, lá của cây sồi cách rễ đến hơn 100m.

Sự vận chuyển trong các thực vật có mạch thể hiện ở ba mức độ: (1) vận

chuyển nước và chất hòa tan nhờ các tế bào, *ví dụ* như lông rễ; (2) vận chuyển theo khoảng cách ngắn các chất từ tế bào này sang tế bào khác của mô và cơ quan, *ví dụ* như vận chuyển đường từ lá đến các ống rây của phloem; (3) vận chuyển theo khoảng cách xa trong mạch phloem và xylem trong toàn cây. Các kiểu vận chuyển trên chịu tác động của các quá trình vật lý khác nhau.

a) Sự thẩm thấu có chọn lọc của màng sinh chất

Các chất được vận chuyển qua màng có thể bằng phương thức vận chuyển thụ động, hoặc bằng phương thức vận chuyển chủ động. Sự vận chuyển thụ động của các chất qua màng theo gradien nồng độ và không tiêu thụ năng lượng. Sự vận chuyển chủ động là sự vận chuyển các chất ngược với gradien nồng độ và có tiêu thụ năng lượng. Nhiều chất hòa tan không thể đi qua màng một cách trực tiếp mà phải thông qua các protein có trong màng, phương thức vận chuyển như thế được gọi là vận chuyển dễ dàng. Protein có thể đóng vai trò là chất vận chuyển (transporter) hoặc tạo nên kênh vận chuyển (transport channel). *Ví dụ*: Màng sinh chất của đa số tế bào thực vật đều có kênh kali để vận chuyển các ion K^+ và kênh natri để vận chuyển các ion Na^+. Các kênh này hoạt động đóng hoặc mở tùy theo nhân tố kích thích và nhu cầu của tế bào.

b) Vai trò của các bơm proton

Protein vận chuyển quan trọng nhất trong màng sinh chất của tế bào thực vật là bơm proton. Bơm này sử dụng năng lượng từ ATP để bơm ion H^+ ra khỏi tế bào thực vật và dẫn đến kết quả là tạo nên một gradien proton với nồng độ H^+ ở phía ngoài tế bào cao hơn ở trong. Do đó, bơm đã tạo nên một điện thế màng thể hiện ở chỗ là phía trong của tế bào tích điện âm so với phía ngoài tế bào. Tế bào thực vật sử dụng năng lượng tích lũy trong gradien H^+ là điện thế màng để thực hiện sự vận chuyển của nhiều chất hòa tan khác nhau. *Ví dụ*: Điện thế màng do bơm proton tạo nên có tác dụng vận chuyển ion K^+ bởi các tế bào rễ. Trong trường hợp đồng vận chuyển, sự vận chuyển H^+ sẽ kèm theo sự vận chuyển của một ion khác (*ví dụ* như NO^{3-}). Hiệu quả của sự đồng vận chuyển giúp cho sự vận chuyển của chất đường trong tế bào thực vật.

c) Các hiệu ứng khác nhau của thế nước

Để tồn tại, thực vật cần tạo sự cân bằng trong hấp thụ nước và thoát nước. Sự hấp thụ nước, hoặc thoát nước được thực hiện bởi hiện tượng thẩm thấu, hay là sự vận chuyển thụ động của nước qua màng sinh chất. Làm thế nào và bằng cách nào mà chúng ta có thể dự đoán được dòng nước vào hay ra tế bào khi để chúng trong một dung dịch nào đấy. Đối với tế bào động vật, nếu màng sinh chất thẩm thấu đối với các chất hòa tan thì chúng ta có

thể biết được dung dịch ngoại bào là ưu trương hay nhược trương so với tế bào. Nước sẽ vận chuyển từ dung dịch nhược trương vào tế bào và đi ra khỏi tế bào đến dung dịch ưu trương. Nhưng đối với tế bào thực vật có chứa thành xenluloz thì tình thế xảy ra hơi khác. Ngoài lực thẩm thấu, tế bào còn chịu tác dụng của áp suất vật lý gọi là thế nước. Thế nước xác định chiều hướng dòng nước: Nước sẽ vận chuyển từ nơi có thế nước cao đến nơi có thế nước thấp nếu không có ngăn cách vật lý. Nếu để tế bào thực vật trong dung dịch nhược trương, nước sẽ đi vào tế bào làm tế bào trương lên. Nhờ có sức trương mà tế bào thực vật luôn ở trạng thái trương nước và vững chắc. Các tế bào ở cây khỏe mạnh luôn ở trạng thái trương nước. Sức trương nước tạo điều kiện nâng đỡ các bộ phận không hóa gỗ của cây. *Ví dụ*, khi cây bị héo, cây sẽ mất sức trương. Lá và cành cây bị héo là do các tế bào trở nên mất nước và bị mềm nhũn.

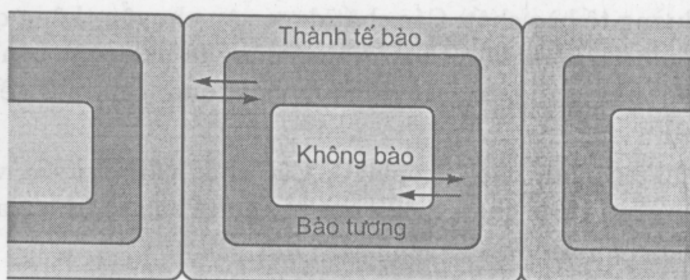
d) Protein aquaporin và sự vận chuyển nước

Thế nước là lực làm vận chuyển nước qua màng tế bào thực vật nhưng các phân tử nước đi qua màng như thế nào? Phân tử nước rất nhỏ nên có thể tự do đi qua lớp kép lipit mặc dù phần giữa của lớp kép lipit là kỵ nước. Tuy nhiên, nước được vận chuyển qua màng tế bào khá đặc trưng và nhanh nên không thể giải thích hiện tượng đó bằng sự khuếch tán của nước qua lớp kép lipit. Nhiều nghiên cứu đã chứng minh rằng, nước được vận chuyển qua màng sinh chất và màng không bào thông qua protein vận chuyển được gọi là *aquaporin*. Aquaporin tạo nên những kênh có tính chọn lọc không gây ảnh hưởng đến thế nước và chiều hướng dòng nước, song lại ảnh hưởng đến tốc độ nước khuếch tán theo thế nước. Có nhiều bằng chứng cho thấy tốc độ vận chuyển nước đi qua kênh aquaporin được điều chỉnh bởi sự photphorin hóa protein aquaporin gây nên bởi sự biến đổi trong tín hiệu thông tin thứ hai, *ví dụ* như ion Ca^{2+}.

e) Không bào thực vật và vận chuyển nước

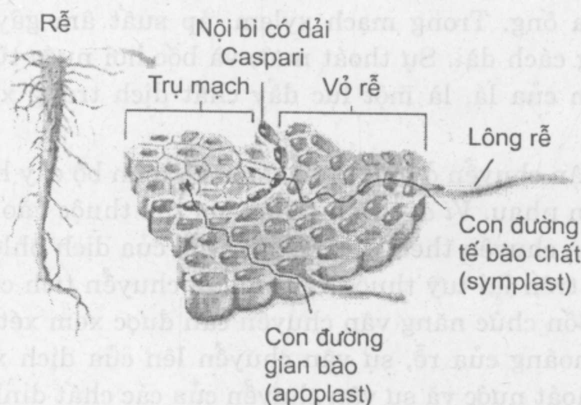
Sự vận chuyển nước còn được điều chỉnh bởi các không bào của tế bào thực vật. Tế bào thực vật được bao bởi thành tế bào, nhưng màng sinh chất có tính thẩm thấu chọn lọc nên có vai trò kiểm tra trực tiếp sự vận chuyển các chất vào và ra khỏi tế bào chất. Màng sinh chất ngăn cách giữa hai xoang: ngăn thành tế bào với tế bào chất và ngăn cách bào tương (là phần tế bào chất nằm trong màng sinh chất nhưng bao ngoài các bào quan) với các bào quan. Đối với các tế bào thực vật có chứa không bào thì không bào tạo thành xoang thứ ba (hình 1.1). Không bào nhiều khi rất lớn, chiếm trên 90% khối lượng tế bào. Màng không bào còn được gọi là *màng tonoplast* đóng vai trò vận chuyển các phân tử giữa bào tương và dịch không bào. Các bơm H^+ có trong màng không bào bơm H^+ vào trong không bào. Gradien pH

hình thành được dùng để vận chuyển các ion khác qua màng không bào nhờ lực hóa thẩm thấu.



Hình 1.1. **Các xoang của tế bào thực vật**

Trong đa số mô thực vật, thành tế bào và bào tương thông nhau giữa các tế bào nhờ cầu nối tế bào chất (plasmodesma); do đó, tạo ra một dòng vận chuyển liên tục các phân tử giữa các tế bào bên cạnh. Sự vận chuyển liên tục như vậy được gọi là *"con đường tế bào"* (Symplast). Sự vận chuyển liên tục các chất thông qua thành tế bào và xoang ngoại bào được gọi là *"con đường gian bào"* (Apoplast) (hình 1.2).



Hình 1.2. **Hai con đường vận chuyển giữa các tế bào thực vật: apoplast và symplast**

g) Ba con đường vận chuyển giữa các tế bào

Nước và chất hòa tan được vận chuyển từ lông rễ đến trụ mạch của rễ được gọi là vận chuyển ngang theo khoảng cách ngắn để phân biệt với vận chuyển dọc - vận chuyển nước và các chất lên, xuống dọc theo cây.

Có ba con đường vận chuyển giữa các tế bào thực vật theo khoảng cách ngắn (hình 1.2):

(1) Con đường xuyên màng: Các chất được vận chuyển qua thành tế bào

và màng sinh chất, từ tế bào này sang tế bào khác luôn phải thông qua màng và thành.

(2) Con đường tế bào chất: Các chất được vận chuyển thông qua khối tế bào chất (symplast), là sự vận chuyển theo dòng tế bào chất liên tục của tế bào từ tế bào này sang tế bào khác thông qua cầu nối tế bào chất (plasmodesma).

(3) Con đường gian bào (apoplast): Các chất vận chuyển với khoảng cách ngắn trong mô và cơ quan thông qua thành tế bào và khe gian bào.

h) Dòng vận chuyển theo khoảng cách dài

Sự vận chuyển theo phương thức khuếch tán chỉ có hiệu quả trong khoảng cách mức độ tế bào (khoảng dưới 100μm), nhưng quá chậm khi vận chuyển với khoảng cách dài trong cây. *Ví dụ*: Sự khuếch tán từ đầu này đến đầu kia của tế bào chỉ mất khoảng vài giây, còn nếu chỉ có khuếch tán để vận chuyển chất từ rễ đến đỉnh cây sồi thì phải mất hàng chục năm. Sự vận chuyển theo khoảng cách dài được thực hiện bởi dòng lớn thì phải có sự tác động của áp lực. Trong dòng này, nước và chất hòa tan chuyển động thông qua các mạch dẫn xylem và phloem. *Ví dụ*: Trong mạch phloem, sự vận chuyển đường gây ra một áp suất dương lớn ở một đầu của ống đẩy dịch đến đầu đối diện của ống. Trong mạch xylem, áp suất âm gây tác động vận chuyển ở khoảng cách dài. Sự thoát nước và bốc hơi nước từ lá tạo nên áp suất trong xylem của lá, là một lực đẩy chất dịch trong xylem từ rễ lên thân, cành và lá.

Các cơ chế vận chuyển ở mức tế bào, mô và toàn bộ cây hoạt động trong mối tương tác lẫn nhau. *Ví dụ*: Dòng chảy lớn tùy thuộc vào sự sai khác áp suất là cơ chế vận chuyển theo khoảng cách dài của dịch phloem, nhưng sai khác áp suất kể trên lại tuỳ thuộc vào sự vận chuyển tích cực của đường ở mức độ tế bào. Bốn chức năng vận chuyển cần được xem xét là: sự hấp thụ nước và muối khoáng của rễ, sự vận chuyển lên của dịch xylem, sự kiểm soát quá trình thoát nước và sự vận chuyển của các chất dinh dưỡng hữu cơ trong phloem.

1.1.2. Rễ hấp thụ nước và muối khoáng từ đất

Nước và muối khoáng từ đất hấp thụ vào cây thông qua lớp biểu bì của rễ, xuyên qua lớp vỏ của rễ và vào trong trụ mạch dẫn, từ đây theo dòng chảy trong mạch xylem lên thân, cành và lá.

a) Vai trò của lông rễ, nấm rễ và tế bào vỏ

Sự hấp thụ nước và chất khoáng chủ yếu xảy ra ngay ở đầu rễ, nơi có biểu bì rễ. Các tế bào biểu bì có cấu tạo kéo dài là lông rễ, do đó làm cho bề mặt hấp thụ của rễ tăng cao. Các hạt đất thường được bao bởi lớp nước trong đó có hòa tan các chất khoáng. Các hạt đất bám chặt vào lông rễ.

– Dòng dung dịch từ đất thấm qua thành ưa nước của lông rễ bằng con đường gian bào và được vận chuyển vào trong lớp vỏ rễ.

– Nước và chất khoáng đi qua màng sinh chất của lông rễ bằng con đường tế bào chất để vào lớp vỏ rễ.

– Nước và chất khoáng khi vận chuyển theo con đường gian bào có thể xâm nhập vào tế bào chất của tế bào biểu bì và vỏ rễ bằng con đường tế bào chất.

– Trong thành tế bào nằm ngang của từng tế bào nội bì trong lớp vỏ rễ có chứa dải Caspari, đây là một dải chất bần (suberin) có tác dụng ngăn dòng nước và chất khoáng hòa tan. Do đó, chỉ có các chất khoáng đi theo con đường tế bào chất, hoặc đi vào bằng con đường xuyên bào từ các tế bào nội bì mới có thể đi vào trụ mạch dẫn để được vận chuyển lên thân.

– Tế bào nội bì cũng như các tế bào mềm (parenchyma) trong trụ mạch vận chuyển nước và chất khoáng theo con đường gian bào. Các mạch xylem vận chuyển nước và chất khoáng đi lên thân, cành.

Nhiều cây thường sống cộng sinh với nấm ở rễ, do đó tạo thuận lợi cho cây trong quá trình hấp thụ nước và muối khoáng từ đất. Rễ và nấm tạo thành hệ rễ nấm (mycorrhizae), bao gồm rễ của cây và các sợi nấm. Sợi nấm hấp thụ nước và muối khoáng chọn lọc và chuyển phần lớn cho cây. Sợi nấm tạo bề mặt hấp thụ lớn. *Ví dụ*: 3m sợi nấm có thể cuốn quanh 1cm rễ, do đó làm tăng diện tích tiếp xúc với đất.

b) Lớp nội bì - cổng vận chuyển chọn lọc

Nước và muối khoáng được vận chuyển từ biểu bì rễ vào lớp vỏ của rễ cần được vận chuyển vào mạch xylem của trụ mạch để vận chuyển lên thân cành. Lớp nội bì là lớp trong cùng của vỏ rễ bao quanh trụ mạch là nơi kiểm tra cuối cùng trong sự vận chuyển chọn lọc các muối khoáng từ vỏ rễ vào hệ mạch. Sự kiểm tra này được thực hiện bởi các tế bào nội bì có chứa dải Caspari trong thành tế bào. Dải Caspari được cấu tạo từ chất bần suberin như một chất sáp có tác dụng ngăn chặn nước và muối khoáng không đi qua được bằng con đường gian bào, do đó phải đi qua bằng con đường tế bào chất để đi vào mạch dẫn của trụ mạch. Như vậy, nước và các chất khoáng được vận chuyển tập trung từ lớp vỏ rễ vào trong các mạch xylem không bị mất mát đi.

1.1.3. Vận chuyển nước và muối khoáng từ rễ lên thân qua xylem

Dòng chất dịch dinh dưỡng sẽ được vận chuyển từ rễ qua hệ mạch xylem lên thân, từng cành và lá. Sự hoạt động của lá tùy thuộc vào nguồn cung cấp nước theo con đường này. Cây bị mất một lượng nước rất lớn do hiện tượng thoát hơi nước là do nước bị bốc hơi từ lá và các bộ phận khác của cây. *Ví dụ* một cây ngô mất 125 lít nước trong một mùa sinh trưởng, Như vậy một hecta ruộng ngô có 75.000 cây sẽ mất đi 10 triệu lít nước. Nếu lượng nước bị mất đi

không được bù bởi nước được hấp thụ từ rễ thì lá sẽ bị héo và cây sẽ chết. Dòng dịch xylem cũng là nguồn chất dinh dưỡng cung cấp cho cây.

Các nhân tố tác động lên sự vận chuyển dịch xylem:

Dịch xylem có thể được nâng lên đến độ cao hơn 100m trong các cây rất cao. Có 2 cơ chế tạo nên lực đẩy dịch xylem lên cao.

a) Áp suất rễ

Ban đêm khi cây thoát hơi nước rất ít hoặc không thoát hơi nước, các tế bào rễ vẫn liên tục bơm các ion khoáng vào mạch xylem của trụ mạch. Trong lúc đó các tế bào nội bì ngăn không cho các ion khoáng thoát trở ra. Sự tích lũy chất khoáng làm giảm thế nước trong mạch xylem. Dòng nước từ lớp vỏ rễ xâm nhập vào xylem sẽ tạo nên áp suất rễ có tác động đẩy cột dịch xylem lên trên. Nhiều khi áp suất rễ làm nước dâng lên lá nhiều hơn nước bị thoát đi do đó gây nên *sự ứ giọt* ở lá mà thường thấy ở dạng các giọt nước đọng ở dọc mép lá và ta cũng dễ dàng phân biệt chúng với lớp sương ẩm đọng trên lá do sự thoát hơi nước.

Trong đa số cây, áp suất rễ là cơ chế phụ có tác động đẩy dòng dịch xylem lên cao, lực đẩy mạnh nhất cũng chỉ lên cao được vài mét. Nhiều cây hoàn toàn không tạo được áp suất rễ. Thậm chí cả đối với những cây có ứ giọt, áp suất rễ cũng không bù nổi sự thoát hơi nước sau khi mặt trời mọc. Trong phần lớn trường hợp, dịch xylem được đẩy lên cao không do áp suất rễ mà là do bản thân lá.

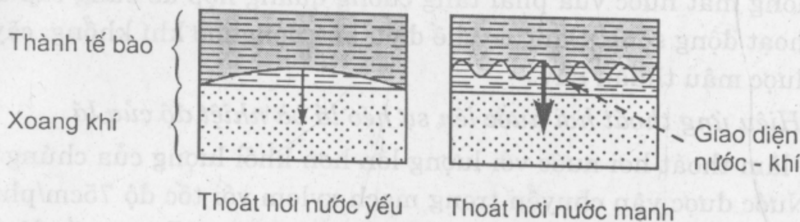
b) Cơ chế thoát hơi nước - liên kết - sức trương: Lực kéo làm dâng cao dịch xylem

Cơ chế này do sự kết hợp giữa lực kéo tạo nên do sự thoát hơi nước ở lá với sự liên kết của các phân tử nước với nhau nhờ liên kết hydro tạo nên cột nước liên tục từ đỉnh đến rễ và với sức trương nước do tế bào lá tạo nên.

Các khí khổng trên bề mặt lá tạo nên một hệ thống mê cung chứa không khí tạo điều kiện cho các tế bào trung diệp hấp thu CO_2 cần thiết cho quang hợp. Không khí trong những mê cung đó no hơi nước do hơi nước bốc hơi từ tế bào lá. Ban ngày, không khí bên ngoài lá là khô hơn do đó thế nước thấp hơn so với bên trong lá. Do đó sẽ dẫn đến sự bốc hơi nước từ lá ra ngoài thông qua khí khổng. Sự mất nước từ lá do sự khuếch tán và bốc hơi được gọi là hiện tượng *thoát hơi nước.*

Sự thoát hơi nước ở lá đã tạo ra lực kéo làm vận chuyển nước lên cao trong mạch xylem. Nước được mang tới lá thông qua các mạch xylem của gân lá thấm vào các tế bào trung diệp và vào thành tế bào của chúng. Sự vận động này của nước tùy thuộc vào sự liên kết của nước với các vi sợi xenluloz và các cấu thành ưa nước khác của thành tế bào. Đầu tiên nước bốc hơi từ màng nước mỏng lót các xoang khí bao quanh các tế bào trung diệp. Càng

nhiều nước bốc hơi càng làm cho bề mặt giao diện khí - nước của thành tế bào bị cong lõm lại (hình 1.3). Thành càng cong càng làm giảm áp suất (trở nên âm) ở vùng giao diện khí - nước. Kết quả là các phân tử nước ở vùng tích nhiều nước của lá sẽ bị kéo vào vùng giao diện khí - nước, nơi sức trương bị giảm. Lực kéo này sẽ được chuyển vào mạch xylem bởi vì các phân tử nước liên kết với nhau nhờ liên kết hydro thành cột nước liên tục. Như vậy lực kéo do thoát hơi nước là tùy thuộc vào tính chất liên kết đặc biệt của nước và cả sức trương bề mặt do nước tạo nên. Như vậy thế nước âm ở lá do thoát hơi nước đã tạo nên lực kéo làm dâng cột nước trong mạch xylem.



***Hình 1.3.* Sự thoát hơi nước tạo nên lực kéo ở lá**

c) Liên kết và dính kết trong sự dâng cao của dịch xylem

Lực kéo thoát hơi nước được truyền tải khắp cột dịch xylem từ lá đến tận đỉnh rễ và tới cả dịch đất. Lực liên kết và dính kết của cột nước trong mạch xylem đã tạo điều kiện vận chuyển nước theo khoảng cách xa một cách dễ dàng. Lực liên kết có được là do các phân tử nước liên kết với nhau thành cột nước liên tục (nhờ liên kết hydro giữa các phân tử nước). Lực dính kết là do tính chất của các phân tử nước dính kết với thành ưa nước của các tế bào mạch xylem và giúp cho cột nước trong mạch xylem chống lại trọng lực tác động lên cột nước. Lực kéo lên của dịch xylem tạo nên sức trương bề mặt trong xylem. Áp suất làm phình ống mạch xylem, nhưng sức trương lại bóp thành ống. Sức trương do lực kéo thoát hơi nước tạo ra sẽ làm giảm thấp thế nước trong xylem của rễ và do đó tạo lực hấp thụ nước từ đất vào rễ qua lớp vỏ rễ đi vào trụ mạch. Lực kéo do thoát hơi nước chỉ có thể phát huy tác dụng đến tận rễ chỉ trong trường hợp cột nước trong xylem không bị đứt đoạn. Trong trường hợp hình thành bọt khí, bốc hơi nước trong mạch xylem như khi mùa đông đến, dịch xylem bị đông lạnh, đều làm gãy đứt cột nước trong mạch. Nếu các bọt khí phát triển nhiều sẽ ngăn chặn hoạt động của các kênh vận chuyển nước của mạch xylem (có thể dùng microphôn để nghe được sự chuyển động của bọt khí khi áp lên thân cây).

1.1.4. Khí khổng điều hòa tần suất thoát hơi nước

Lá cây có diện tích bề mặt rất lớn và có tỷ lệ diện tích/ thể tích cao. Diện tích bề mặt lá lớn là đặc điểm thích nghi của lá với sự hấp thụ được nhiều ánh sáng cần thiết cho quang hợp. Tỷ lệ diện tích/ thể tích cao tạo

điều kiện tối ưu cho sự hấp thu khí CO_2 cần cho quang hợp và thải khí O_2 do quang hợp sản sinh ra.

Hơn nữa khi khí CO_2 khuếch tán vào trong mô mềm của lá chúng sẽ phân tán trong các xoang khí bao quanh các tế bào trung diệp, do đó diện tích bên trong của lá tiếp xúc với khí CO_2 tăng thêm từ 10 - 30 lần so với diện tích mặt ngoài của lá. Mặc dù bề mặt lá rất rộng và tỷ lệ diện tích/ thể tích cao tạo điều kiện tăng cường quang hợp, nhưng đồng thời lại làm tăng cao thoát hơi nước qua khí khổng. Như vậy xảy ra mâu thuẫn là cây vừa phải chống mất nước vừa phải tăng cường quang hợp để cung cấp chất hữu cơ cho hoạt động sống. Bằng cơ chế điều hòa đóng mở khí khổng, cây đã giải quyết được mâu thuẫn này.

a) Hiệu ứng thoát hơi nước lên sự héo lá và nhiệt độ của lá

Lá làm thoát hơi nước với lượng lớn hơn khối lượng của chúng qua mỗi ngày. Nước được vận chuyển trong mạch xylem với tốc độ 75cm/phút. Nước liên tục được dâng lên lá do đó chúng không bị héo. Nhưng tốc độ thoát hơi nước sẽ tăng cao trong những ngày nắng nóng, khô nhiều, gió thổi làm nước bốc hơi nhanh hơn. Mặc dù cây có khả năng điều chỉnh tốc độ thoát hơi nước bằng cách đóng khí khổng, nhưng một lượng lớn vẫn có thể bị mất đi do bốc hơi. Khi tình trạng đó kéo dài, lá cây sẽ bị héo do mất sức trương.

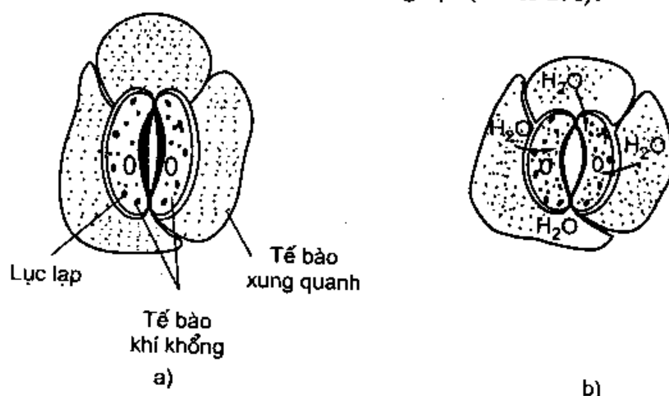
Sự thoát hơi nước cũng có thể làm lạnh lá do bốc hơi nước. Nhiệt độ của lá có thể hạ thấp từ 10 - 15^{0}C so với nhiệt độ không khí xung quanh. Điều này tạo điều kiện ngăn ngừa sự biến tính của nhiều enzym cần thiết cho quang hợp và các quá trình chuyển hóa khác nhau nếu ở nhiệt độ quá cao.

b) Khí khổng điều chỉnh thoát hơi nước

Hơn 90% lượng nước trong cây bị mất thông qua khí khổng của lá, mặc dù khí khổng chỉ chiếm từ 1 - 2% diện tích lá. Lá được phủ lớp cutin sáp có tác dụng ngăn cản sự mất nước qua bề mặt lá. Mỗi khí khổng được tạo bởi 2 tế bào khí khổng có dạng hạt đậu. Các tế bào khí khổng điều chỉnh mở rộng hoặc đóng hẹp đường kính của khí khổng bằng cách thay đổi hình dạng của tế bào. Như vậy lượng nước mất đi ở lá là tùy thuộc vào số lượng khí khổng và độ mở của khí khổng. Số lượng khí khổng ở bề mặt lá có thể đạt tới 20.000/cm^2 và tùy thuộc vào nhân tố di truyền cũng như nhân tố môi trường. *Ví dụ*, đối với thực vật sa mạc có số lượng khí khổng ít hơn so với thực vật đầm lầy. Số lượng khí khổng còn tùy thuộc vào điều kiện môi trường trong đó cây phát triển. Lá cây phát triển trong điều kiện cường độ chiếu sáng cao và hàm lượng CO_2 thấp sẽ làm gia tăng số lượng khí khổng ở lá của nhiều loài thực vật. Bằng cách tính số lượng khí khổng ở các thực vật hóa thạch, các nhà khí hậu học đã tính được nồng độ CO_2 trong không khí ở các kỷ và đại địa chất quá khứ. Các nhà thực vật học ở Anh đã cho biết là số

lượng khí khổng ở nhiều loài cây gỗ bị giảm mạnh kể từ năm 1927. Nhiều nghiên cứu về môi trường cho biết là nồng độ CO_2 trong khí quyển tăng cao trong thế kỷ 20 do sự đốt cháy than, dầu trong công nghiệp.

Các tế bào khí khổng điều chỉnh đường kính khí khổng bằng sức trương. Khi tế bào hấp thụ nhiều nước vào trong tế bào tạo nên sức trương làm cong bờ trong của tế bào lót khí khổng do đó khí khổng được mở rộng ra, còn khi tế bào khí khổng mất nước sức trương giảm làm cho bờ trong bớt cong và duỗi thẳng và đóng hẹp khí khổng lại (hình 1.4).



Hình 1.4. **Cơ chế đóng (a) và mở (b) khí khổng**

Sự thay đổi sức trương để đóng mở khí khổng là do dòng ion kali (K^+) đi ra đi vào tế bào khí khổng. Khí khổng mở khi tế bào khí khổng tích lũy nhiều K^+ từ các tế bào biểu bì bên cạnh (do đó thế nước trong tế bào khí khổng giảm, nước sẽ thẩm thấu vào tế bào tạo sức trương), và khí khổng đóng khi các ion K^+ thoát ra khỏi tế bào khí khổng (do đó thế nước trong tế bào khí khổng tăng, nước sẽ đi ra tế bào làm giảm sức trương). Đa số ion K^+ và nước được tích lũy trong không bào, như vậy không bào đóng vai trò quan trọng trong sự điều chỉnh thế nước của các tế bào khí khổng. Sự điều chỉnh hoạt động của các kênh aquaporin của màng sinh chất của các tế bào cũng có tác động kiểm tra sự đóng mở khí khổng. Hoạt động của các bơm H^+ cũng tham gia vào sự vận chuyển các ion K^+ ở tế bào khí khổng.

Nói chung, khí khổng mở ban ngày và đóng ban đêm. Điều đó ngăn cản cây mất nước khi không quang hợp. Có ba nhân tố gây tác động làm mở khí khổng vào ban ngày:

(1) Ánh sáng có tác động kích thích các tế bào khí khổng tích lũy ion K^+ và trương lên. Đầu tiên các thụ quan ánh sáng xanh trong màng tế bào khí khổng được hoạt hóa và kích thích các bơm H^+ trong màng sinh chất của tế bào khí khổng hoạt động kéo theo sự xâm nhập của ion K^+ vào tế bào khí khổng.

(2) Khi khí khổng mở, CO_2 xâm nhập vào các xoang không khí của lá, đó chính là khi hiện tượng quang hợp được bắt đầu.

(3) Nhân tố thứ ba gây mở khí khổng là "đồng hồ sinh học" trong tế bào khí khổng. Nếu để cây trong phòng tối lâu, khí khổng sẽ duy trì nhịp điệu đóng mở ngày, đêm theo như nhịp điệu sinh học ngày, đêm của cây.

Những tác nhân gây stress của môi trường có thể gây đóng khí khổng ban ngày. Khi cây bị thiếu nước, các tế bào khí khổng mất sức trương và đóng khí khổng. Hơn nữa hoocmon *axit abxixic* do rễ tiết ra khi cây thiếu nước sẽ gây kích thích đóng khí khổng. Đáp ứng đóng khí khổng của cây, tuy ngăn cây không bị héo nhưng lại hạn chế sự xâm nhập của khí CO_2 và làm giảm quang hợp. Đó là lý do tại sao hạn hán gây thất thu mùa màng.

Tế bào khí khổng đã điều hòa mối quan hệ thoát hơi nước - quang hợp diễn ra liên tục dưới sự tổ hợp tác động của các nhân tố kích thích nội môi và ngoại môi trường.

1.1.5. Thoát hơi nước ở thực vật sa mạc

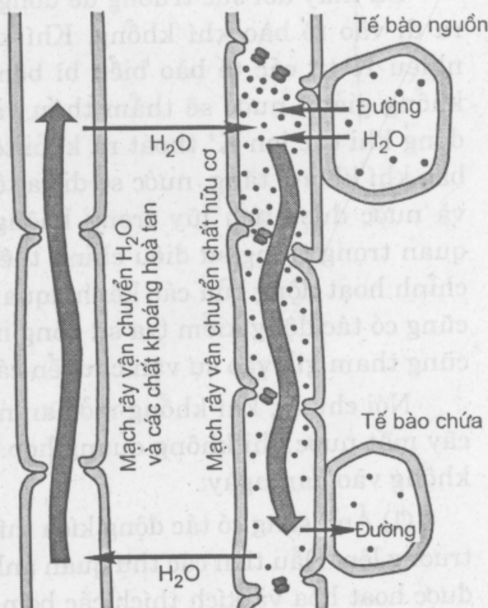
Thực vật sa mạc mang nhiều đặc điểm thích nghi với khí hậu khô nóng. Lá của chúng biến đổi làm giảm bớt thoát hơi nước. Nhiều loài có lá bé nhỏ và dày làm giảm tỷ lệ diện tích mặt lá, so với thể tích lá do đó làm giảm thoát hơi nước. Lá với lớp sáp cutin rất dày cũng ngăn chặn mất nước. Nhiều loài cây có lá mang lông, gai nhằm giảm bớt thoát hơi nước. Lá cây sa mạc thường chứa khí khổng ở mặt dưới và ở vị trí nhằm tránh gió. Trong các tháng khô nhất, các cây sa mạc thường rụng lá. Các cây khác như xương rồng tích trữ nhiều nước trong thân cây suốt mùa mưa.

1.1.6. Con đường kết hợp vận chuyển nước, chất khoáng và chất hữu cơ

Quan niệm hiện nay vẫn cho rằng có hai con đường dẫn truyền:

– Nước, muối khoáng từ rễ lên lá theo mạch xylem.

– Các chất hữu cơ từ lá xuống rễ theo mạch phloem. Tuy nhiên, hai con đường này không hoàn toàn độc lập với nhau. Chẳng hạn nước có thể từ mạch xylem sang mạch phloem và từ mạch phloem về mạch xylem tùy theo thế nước trong mạch phloem (hình 1.5).



Hình 1.5. **Con đường vận chuyển nước, chất khoáng và chất hữu cơ**

1.2. DINH DƯỠNG Ở THỰC VẬT. CHUYỂN HÓA KHOÁNG VÀ CHẤT HỮU CƠ

1.2.1. Nhu cầu chất khoáng ở thực vật

Cây mọc mầm và sinh trưởng phát triển từ hạt trong đất, do đó trước đây Aristotle (trước Công nguyên 350 năm) cho rằng đất cung cấp chất cần thiết cho cây. Đến thế kỷ XVII, J. B. Helmont đã thực hiện thí nghiệm chứng minh rằng các chất cần cho cây được cung cấp từ nước. Ông trồng mầm cây liễu trong chậu chứa 90,9kg đất. Sau 5 năm cây liễu lớn lên cân nặng 76,8kg và số đất bị tiêu thụ chỉ có 0,06kg. Ông kết luận cây lớn lên là do số nước ông tưới liên tục cho cây. Đến thế kỷ XVIII nhà sinh lý học người Anh S. Hales đã giả thiết rằng cây được nuôi lớn chủ yếu nhờ không khí. Ngày nay khoa dinh dưỡng học thực vật cho chúng ta biết rằng, cả ba giả thuyết nêu trên đây đều đúng vì đất, nước và không khí đều đóng góp chất dinh dưỡng cần thiết cho sự sinh trưởng và phát triển của cây. Cây hấp thu các chất dinh dưỡng khoáng, các nguyên tố hóa học cần thiết từ đất ở dạng các ion. *Ví dụ* cây hấp thu nitơ ở dạng ion nitrat (NO_3^-) từ đất. Tuy nhiên các dinh dưỡng khoáng có trong cây với hàm lượng rất ít. Đa số khối lượng của cây là nước chiếm tới 80 - 90%, và cây sinh trưởng được chủ yếu là nhờ tích lũy nước trong tế bào chất cũng như trong không bào của tế bào. Nước được xem như chất dinh dưỡng của cây vì nước là nguồn cung cấp chủ yếu hydro và một số oxy để xây dựng nên các chất hữu cơ. Tuy nhiên chỉ có một số lượng rất ít nước là được cây sử dụng như chất dinh dưỡng, còn đa số nước (trên 90%) bị mất đi do hiện tượng thoát hơi nước mà ta đã xem xét. Nước được giữ lại trong cây có ba chức năng chính:

(1) Nước được dùng như dung môi.

(2) Nước tạo nên sức trương làm kéo dài tế bào.

(3) Nước tạo sức trương để duy trì hình dạng và nâng đỡ các mô mềm.

Các chất hữu cơ của cây được xây dựng không chỉ từ các nguyên tố khoáng và nước cung cấp từ đất mà chủ yếu từ CO_2 được cây hấp thu từ không khí. Chất hữu cơ trong cây chứa đến 96% khối lượng khô của cây, trong lúc đó các chất vô cơ chỉ chiếm khoảng 4%. Chất hữu cơ chiếm nhiều nhất là cacbohydrat trong đó xenluloz tạo nên thành tế bào. Như vậy đối với thực vật thì các nguyên tố cacbon, oxy và hydro chiếm đa số, các nguyên tố khác như nitơ, sunphua và photpho cũng có hàm lượng tương đối nhiều vì chúng là cấu thành của các chất hữu cơ quan trọng như protein, axit nucleic...

a) Nguyên tố đa lượng và nguyên tố vi lượng

Người ta đã tìm thấy có khoảng 50 nguyên tố hóa học có trong cơ thể thực vật. Người ta phân biệt các *nguyên tố cần thiết* đối với cây là những nguyên tố có mặt thường xuyên trong cây đáp ứng nhu cầu của cây hoàn

thành chu kỳ sống và sinh sản. Nhiều cây sống trong các vùng đất đặc biệt tích lũy nhiều nguyên tố không cần thiết cho cây, *ví dụ* cây sống ở vùng mỏ có thể chứa vàng và bạc, những nguyên tố này không có vai trò dinh dưỡng nên chúng không phải là nguyên tố cần thiết. Người ta đã sử dụng phương pháp trồng cây thủy canh và đã xác định được 17 nguyên tố hóa học cần thiết cho cây (bảng 1).

Bảng 1. Các nguyên tố cần thiết trong cây

Nguyên tố	Dạng cây sử dụng	% khối lượng trong mô khô	Chức năng chủ yếu
Nguyên tố đa lượng			
Cacbon	CO_2	45%	Thành phần chủ yếu của chất hữu cơ
Oxy	CO_2	45%	Thành phần chủ yếu của chất hữu cơ
Hydro	H_2O	6%	Thành phần chủ yếu của chất hữu cơ
Nitơ	NO_3^- NH_4^+	1,5%	Thành phần của axit nucleic, protein, hoocmon, clorophyl, coenzym
Kali	K^+	1,0%	Cofactor, điều hòa cân bằng nội môi, hoạt động của khí khổng
Canxi	Ca^{2+}	0,5%	Tạo sức bền của thành tế bào, duy trì cấu trúc màng và tính thấm của màng sinh chất, hoạt hóa enzym, điều chỉnh đáp ứng của tế bào trả lời kích thích
Magie	Mg^{2+}	0,2%	Thành phần của clorophyl, hoạt hóa nhiều enzym
Photpho	$H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-}	0,2%	Thành phần của axit nucleic, photpholipit, ATP và nhiều coenzym
Sunphua	SO_4^{2-}	0,1%	Thành phần của protein, coenzym
Nguyên tố vi lượng			
Clo	Cl^-	0,01%	Cân bằng nội môi, cần cho sự phân ly nước trong quang hợp
Sắt	Fe^{3+} Fe^{2+}	0,01%	Thành phần của cytocrom, hoạt hóa nhiều enzym
Mangan	Mn^{2+}	0,005%	Hoạt hóa tổng hợp axit amin, hoạt hóa nhiều enzym, cần cho sự phân ly nước trong quang hợp
Bo	$H_2BO_3^-$	0,002%	Cofactor trong tổng hợp clorophyl, có vai trò trong vận chuyển chất đường và tổng hợp axit nucleic, có vai trò trong hoạt động của thành tế bào
Kẽm	Zn^{2+}	0,002%	Hoạt hóa trong tổng hợp clorophyl, hoạt hóa enzym
Đồng	Cu^+, Cu^{2+}	< 0,001%	Thành phần của nhiều enzym khử và enzym tổng hợp lignin
Niken	Ni^{2+}	< 0,001%	Cofactor của enzym chuyển hóa nitơ
Molipden	MoO_4^{2-}	< 0,0001%	Cần cho mối tương quan cộng sinh với vi khuẩn cố định nitơ, cofactor của khử nitrat

Trong số 17 nguyên tố đó, có 9 nguyên tố được xem là *nguyên tố đa lượng* (chất dinh dưỡng đa lượng) bởi vì cây cần chúng với một lượng rất nhiều. Sáu trong số 9 nguyên tố đa lượng là cấu thành chủ yếu tạo nên các hợp chất hữu cơ của thực vật, đó là: cacbon, oxy, hydro, nitơ, photpho và sunphua. Ba nguyên tố đa lượng còn lại là: kali, canxi và magie. Tám trong số 17 nguyên tố được gọi là *nguyên tố vi lượng* (chất dinh dưỡng vi lượng) vì chúng cần thiết cho cây với một lượng rất ít. Đó là các nguyên tố: clo, sắt, mangan, bo, kẽm, đồng, niken và molipden. Trong cây, các nguyên tố vi lượng đóng vai trò chủ yếu là chất cofactor, là yếu tố liên kết với enzym giúp cho enzym có hoạt tính xúc tác các phản ứng. *Ví dụ*, sắt là thành phần của cytocrom, protein có vai trò trong chuỗi chuyền electron của lục lạp và ty thể. Nhu cầu của cây về nguyên tố vi lượng là rất ít, *ví dụ* hàm lượng molipden trong nguyên liệu khô của cây so với hydro chỉ là 1 nguyên tử molipden/ 60 triệu nguyên tử hydro. Tuy nhiên nếu cây thiếu molipden hoặc các nguyên tố vi lượng khác cây sẽ bị yếu hoặc bị chết.

b) Các triệu chứng khi cây thiếu hụt chất khoáng

Triệu chứng biểu hiện khi cây thiếu hụt dinh dưỡng khoáng tùy thuộc vai trò của chất khoáng bị thiếu.

– Thiếu magie là nguyên tố cấu tạo nên clorophyl sẽ làm lá bị vàng, được gọi là bệnh vàng lá. Tuy nhiên biểu hiện triệu chứng nhiều khi là gián tiếp. Thiếu sắt cũng gây nên vàng lá tuy clorophyl không chứa sắt, nhưng sắt là cofactor cần thiết cho enzym tham gia xúc tác tổng hợp clorophyl.

– Tốc độ vận chuyển của chất khoáng trong cây cũng gây nên nhiều ảnh hưởng triệu chứng. Đối với bộ phận già (các mạch dẫn bị rắn chắc do sinh trưởng thứ sinh) sự vận chuyển chất xảy ra tương đối chậm hơn so bộ phận non, do đó biểu hiện triệu chứng nhanh hơn rõ hơn. *Ví dụ* magie vận chuyển tương đối nhanh trong cây do đó nhanh chóng cung cấp cho lá non, còn lá già được cung cấp chậm, vì vậy khi thiếu hụt magie thì các lá già bị vàng trước tiên. Trái lại, thiếu hụt các nguyên tố vận chuyển chậm thì các bộ phận non bị ảnh hưởng trước tiên. *Ví dụ*, sắt là nguyên tố vận chuyển rất chậm trong cây do đó khi thiếu sắt các lá non có biểu hiện vàng trước tiên so với lá già.

– Thiếu hụt các nguyên tố nitơ, photpho và kali hầu như luôn xảy ra đối với cây. Tuy nhiên còn tùy thuộc vào vùng địa lý mà cây mọc, vì đất ở các vùng địa lý khác nhau thường có thành phần nguyên tố khác nhau.

Các nhà nông thường có nhiều kinh nghiệm thực tế để xác định các triệu chứng do thiếu hụt dinh dưỡng khoáng gây ra. *Ví dụ* đối với cây ngô, khi thiếu photpho thì bờ lá bị vàng đỏ, đặc biệt là các lá non. Khi thiếu kali thì lá già bị "cháy" và khô bờ lá. Khi thiếu nitơ thì các lá già bị vàng kể từ mút lá lan dần đến cuống lá ở phần giữa lá.

Nhu cầu của cây về nguyên tố vi lượng là với lượng rất ít, nếu cung cấp dư thừa sẽ gây độc hại cho cây, do đó sự điều chỉnh hàm lượng chất dinh dưỡng vi lượng cung cấp cho cây trồng là vô cùng quan trọng. Bằng phương pháp trồng thủy canh người ta có thể điều chỉnh hàm lượng các chất vi lượng một cách chính xác. Nhưng phương pháp thủy canh chưa được áp dụng rộng rãi trong nghề nông vì chi phí quá cao so với trồng cây trong đất.

1.2.2. Nitơ và trao đổi nitơ

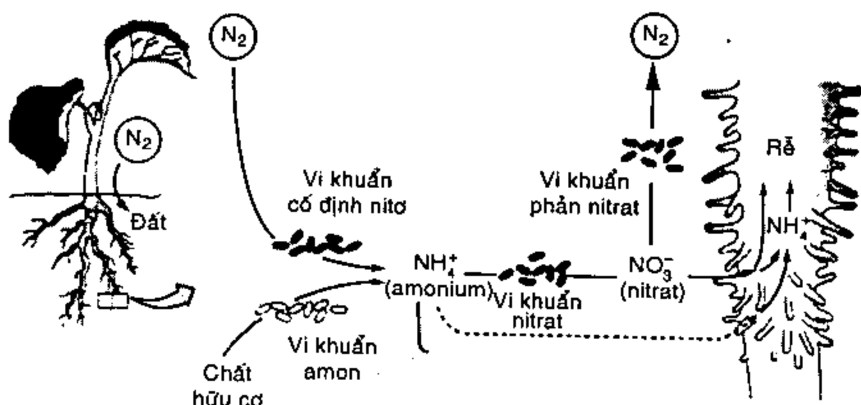
Trong số các chất dinh dưỡng cần cho cây thì nitơ là nguyên tố quan trọng nhất cần cho sự sinh trưởng của cây cũng như sản lượng lương thực. Cây sử dụng nitơ để xây dựng nên các phân tử hữu cơ quan trọng như protein, axit nucleic, clorophyl...

a) Vi khuẩn đất và sự sử dụng nitơ

Điều đáng chú ý là cây sống trong không khí và không khí chứa 78% hàm lượng nitơ nhưng cây lại không thể sử dụng nitơ không khí ở dạng các phân tử N_2. Cây chỉ có thể sử dụng nitơ ở dạng amonium (NH_4^{+}) hoặc nitrat (NO_3^-) từ đất. Tuy nhiên amonium và nitrat trong đất không được tạo ra trực tiếp từ đất đá, mà được tạo ra từ chất mùn (dạng chất hữu cơ có trong đất) bị phân hủy bởi các vi khuẩn đất (vi khuẩn amon). Các hợp chất vô cơ chứa nitơ này được rễ hấp thụ vào cây như là một loại muối khoáng. Nhiều khi trong đất thiếu nitơ vì có loại vi khuẩn (vi khuẩn phản nitrat) chuyển hóa NO_3^- thành khí N_2 bay vào không khí. Tuy nhiên trong đất có loại vi khuẩn được gọi là vi khuẩn cố định nitơ có khả năng chuyển hóa N_2 trong không khí thành amonia (NH_3^+). Sự chuyển hóa N_2 trong không khí thành dạng amonia có thể được thực hiện bởi nhóm vi khuẩn cố định nitơ sống cộng sinh với rễ cây (tạo nên các nốt sần rễ) phổ biến là ở họ Đậu. Các vi khuẩn cố định nitơ chế tiết ra enzym *nitrogenaza* có tác động chuyển hóa N_2 thành NH_3^+ bằng cách thêm các proton H^+. Trong dung dịch đất, amonia lại có thể gắn thêm H^+ để tạo nên amonium NH_4^+.

b) Sự hấp thụ nitơ và chuyển hóa nitơ

Dạng hợp chất nitơ NH_4^+ có thể được rễ cây hấp thụ. Tuy nhiên rễ cây hấp thụ các hợp chất nitơ vô cơ thường ở dạng nitrat NO_3^-, do đó amonium thường bị bọn vi khuẩn nitrat chuyển hóa thành NO_3^-. Nitrat được hấp thụ vào cây và sau đó được enzym của cây chuyển hóa trở lại thành NH_4^+ và NH_4^+ được sử dụng để xây dựng nên các chất hữu cơ khác nhau của cây. Đa số cây vận chuyển nitrat hoặc chất hữu cơ chứa nitơ được tổng hợp từ rễ lên thân, cành, lá. Sự chuyển hóa và hấp thụ nitơ được minh họa ở hình 1.6.



***Hình 1.6.* Sơ đồ minh họa nguồn nitơ cung cấp cho cây**

Các vi khuẩn cố định nitơ tự do có khả năng cố định nitơ với năng suất hàng chục kg NH_4^+/ha/năm, còn các vi khuẩn cộng sinh có thể cố định hàng trămkg NH_4^+/ha/năm.

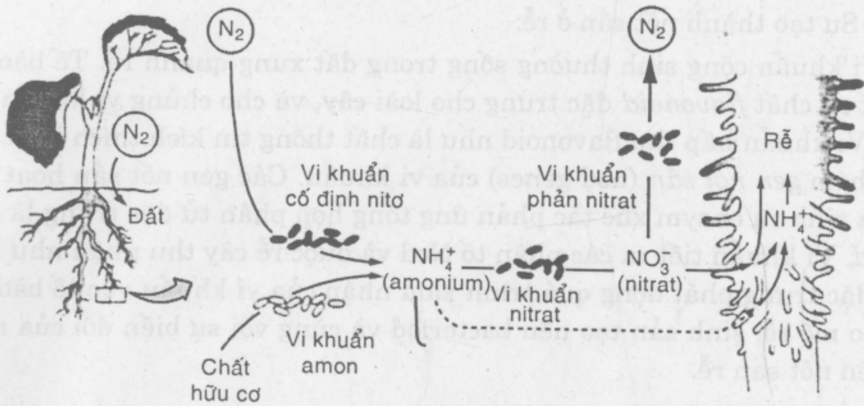
1.2.3. Sự thích nghi dinh dưỡng ở thực vật

Nhiều thực vật có nhiều phương thức dinh dưỡng liên kết chặt chẽ với các sinh vật khác. *Ví dụ* hiện tượng cộng sinh giữa rễ và vi khuẩn (nốt sần), hoặc cộng sinh giữa rễ với nấm (rễ nấm). Ta xem xét các kiểu dinh dưỡng cộng sinh này của cây.

a) Vi khuẩn cộng sinh và cố định nitơ

– Nốt sần rễ:

Các loài trong cây họ Đậu thường có hiện tượng cộng sinh giữa rễ với vi khuẩn cố định nitơ *Rhizobium* thể hiện ở nốt sần rễ. Nốt sần được cấu tạo bởi mô rễ trong đó sống cộng sinh một đám vi khuẩn được gọi là *bacteroid.* Mỗi loài cây có chủng *Rhizobium* cộng sinh riêng. Vi khuẩn có khả năng chuyển hóa nitơ không khí ở dạng N_2 thành dạng NH_4^+ và cung cấp cho các tế bào rễ cây. Trong rễ cây NH_4^+ sẽ được chuyển hóa thành axit amin. Rễ cây cung cấp nước, chất dinh dưỡng cần thiết cho vi khuẩn. Các vi khuẩn cố định nitơ thường hoạt động trong điều kiện kỵ khí. Mô rễ là nơi không xảy ra quang hợp (tức là không sản sinh ra oxy) là nơi sống thuận lợi cho vi khuẩn cộng sinh. Tuy nhiên oxy từ không khí vẫn xâm nhập vào mô rễ và oxy cũng cần cho quá trình hô hấp của mô rễ. Để điều hòa mâu thuẩn này, nốt sần tiết ra protein đặc biệt được gọi là *leghemoglobin* (từ leg - viết tắt của legume - cây họ Đậu, và hemoglobin là sắc tố có trong máu động vật), có tác động liên kết với oxy làm giảm lượng oxy trong nốt sần tạo điều kiện cho vi khuẩn hoạt động. Nốt sần đã cung cấp cho cây nguồn dinh dưỡng nitơ thường xuyên phong phú hơn bất kỳ loại phân bón nào khác.



Hình 1.6. **Sơ đồ minh họa nguồn nitơ cung cấp cho cây**

Các vi khuẩn cố định nitơ tự do có khả năng cố định nitơ với năng suất hàng chục kg NH_4^+/ha/năm, còn các vi khuẩn cộng sinh có thể cố định hàng trămkg NH_4^+/ha/năm.

1.2.3. Sự thích nghi dinh dưỡng ở thực vật

Nhiều thực vật có nhiều phương thức dinh dưỡng liên kết chặt chẽ với các sinh vật khác. *Ví dụ* hiện tượng cộng sinh giữa rễ và vi khuẩn (nốt sần), hoặc cộng sinh giữa rễ với nấm (rễ nấm). Ta xem xét các kiểu dinh dưỡng cộng sinh này của cây.

a) Vi khuẩn cộng sinh và cố định nitơ

– Nốt sần rễ:

Các loài trong cây họ Đậu thường có hiện tượng cộng sinh giữa rễ với vi khuẩn cố định nitơ *Rhizobium* thể hiện ở nốt sần rễ. Nốt sần được cấu tạo bởi mô rễ trong đó sống cộng sinh một đám vi khuẩn được gọi là *bacteroid*. Mỗi loài cây có chủng *Rhizobium* cộng sinh riêng. Vi khuẩn có khả năng chuyển hóa nitơ không khí ở dạng N_2 thành dạng NH_4^+ và cung cấp cho các tế bào rễ cây. Trong rễ cây NH_4^+ sẽ được chuyển hóa thành axit amin. Rễ cây cung cấp nước, chất dinh dưỡng cần thiết cho vi khuẩn. Các vi khuẩn cố định nitơ thường hoạt động trong điều kiện ky khí. Mô rễ là nơi không xảy ra quang hợp (tức là không sản sinh ra oxy) là nơi sống thuận lợi cho vi khuẩn cộng sinh. Tuy nhiên oxy từ không khí vẫn xâm nhập vào mô rễ và oxy cũng cần cho quá trình hô hấp của mô rễ. Để điều hòa mâu thuẩn này, nốt sần tiết ra protein đặc biệt được gọi là *leghemoglobin* (từ leg - viết tắt của legume - cây họ Đậu, và hemoglobin là sắc tố có trong máu động vật), có tác động liên kết với oxy làm giảm lượng oxy trong nốt sần tạo điều kiện cho vi khuẩn hoạt động. Nốt sần đã cung cấp cho cây nguồn dinh dưỡng nitơ thường xuyên phong phú hơn bất kỳ loại phân bón nào khác.

– Sự tạo thành nốt sần ở rễ:

Vi khuẩn cộng sinh thường sống trong đất xung quanh rễ. Tế bào lông rễ tiết ra chất *flavonoid* đặc trưng cho loài cây, và cho chủng vi khuẩn cộng sinh. Vi khuẩn hấp thu flavonoid như là chất thông tin kích thích hoạt động của nhóm *gen nốt sần* (nod genes) của vi khuẩn. Các gen nốt sần hoạt động sẽ sản sinh ra enzym xúc tác phản ứng tổng hợp phân tử đặc trưng là *nhân tố Nod*. Vi khuẩn tiết ra các nhân tố Nod và được rễ cây thu nhận như là tín hiệu đặc trưng phát động quá trình xâm nhập của vi khuẩn vào tế bào lông rễ, vào mô rễ, sinh sản tạo nên bacteriod và cùng với sự biến đổi của mô rễ tạo nên nốt sần rễ.

– Áp dụng trong nông nghiệp:

Nghiên cứu cơ chế hình thành và hoạt động của nốt sần rễ có tầm quan trọng trong sản xuất nông nghiệp để tăng năng suất cây trồng. Nhà nông sử dụng biện pháp luân canh trồng xen vụ cây họ Đậu với cây lương thực khác để tận dụng nguồn nitơ trong đất do cây họ Đậu tạo ra để giảm lượng phân bón nitơ. Có thể sử dụng các cây họ Đậu làm nguồn phân xanh ngay trên đồng ruộng. Khi đã biết rõ mỗi một loài cây họ Đậu đòi hỏi một vài chủng vi khuẩn *Rhizobium* riêng, người ta có thể nhiễm hạt giống bằng cách ngâm tẩm hạt trong dung dịch vi khuẩn hoặc phun bào tử vi khuẩn cho hạt trước khi đem gieo để tạo nhiều nốt sần rễ. Ngoài cây thuộc họ Đậu còn có nhiều loài thực vật có hiện tượng cộng sinh cố định nitơ. Các loài hòa thảo nhiệt đới có vi khuẩn gram dương thuộc nhóm *Actinomycetes* cộng sinh cố định nitơ. Đặc biệt quan trọng đối với nghề trồng lúa là vi khuẩn lam cộng sinh (*Anabeana*) với bèo hoa dâu (*Azolla*) có khả năng cố định nitơ từ không khí. Người ta sử dụng bèo hoa dâu như là nguồn phân xanh giàu nitơ cho lúa. Khi nuôi bèo hoa dâu trong ruộng lúa, lúa mọc tốt làm râm bóng và bèo sẽ chết và đó là nguồn phân bón tự nhiên cung cấp nguồn nitơ phong phú làm tăng năng suất lúa lên nhiều lần, đồng thời là nguồn phân sạch không gây ô nhiễm môi trường như các loại phân bón công nghiệp. Bèo hoa dâu có khả năng cung cấp nitơ với hiệu suất 40 - 80kg nitơ/ha/năm. Các nhà công nghệ di truyền đang cố gắng áp dụng công nghệ chuyển gen cố định nitơ vào tế bào thực vật để tạo ra các giống cây lương thực có khả năng cố định nitơ từ không khí.

b) Rễ nấm và dinh dưỡng cây

– Mối tương quan dinh dưỡng:

Rễ nấm là dạng cộng sinh giữa nấm với rễ cây. Cây cung cấp cho nấm chất dinh dưỡng chủ yếu là đường, nấm cung cấp cho cây photphat và các chất khoáng khác. Nấm nhờ có hệ sợi phát triển làm tăng bề mặt hấp thụ nước và chất khoáng, do đó cung cấp cho cây lượng khoáng rất phong phú.

Hơn nữa nấm còn tiết ra các chất kháng sinh có tác dụng kích thích bộ rễ phát triển và bảo vệ cây chống lại các tác nhân gây bệnh như vi khuẩn hoặc các nấm khác. Hiện tượng rễ nấm rất phổ biến trong nhiều loài thực vật. Dạng cộng sinh này có thể đã xuất hiện rất sớm trong quá trình tiến hóa và thích nghi của thực vật ở cạn. Nhiều hóa thạch thực vật cổ ở cạn đã tìm thấy rễ nấm. Trong điều kiện khi các hệ sinh thái đất liền còn trẻ, đất còn nghèo chất dinh dưỡng thì dạng cộng sinh rễ nấm có nhiều ưu thế hơn trong sự hấp thu dinh dưỡng để sinh trưởng và phát triển. Hiện nay những thực vật mọc trong các vùng đất nghèo chất dinh dưỡng thì hệ rễ nấm của chúng rất phát triển.

– Cấu tạo của rễ nấm:

Rễ nấm được cấu tạo bao gồm nấm với hệ sợi mọc bao lấy rễ và mọc vào đất, đồng thời mọc sâu và phân bố xen vào lớp gian bào giữa các tế bào của mô rễ (loại rễ nấm ngoại bào), hoặc mọc xuyên qua thành tế bào mô rễ tạo nên những búi nằm giữa thành và màng sinh chất của tế bào (loại rễ nấm nội bào). Bằng kiểu cấu tạo trên, hệ sợi của nấm đã làm tăng diện tích hấp thụ nước và muối khoáng trong đất cũng như tăng diện tích trao đổi giữa sợi nấm và tế bào rễ. Đa số các loài cây gỗ thường có dạng nấm ngoại bào (cây thông, cây sồi, cây liễu, cây hạt dẻ, cây vân sam, cây hồ đào, và các cây thuộc họ xương rồng).

Dạng rễ nấm nội sinh phổ biến hơn và được tìm thấy trên 85% loài thực vật bao gồm các cây lương thực quan trọng như ngô, lúa mỳ và những cây họ Đậu.

– Tầm quan trọng của rễ nấm đối với trồng trọt:

Trong đa số hệ sinh thái tự nhiên, các nấm cộng sinh thường có trong đất và xâm nhập vào rễ để tạo thành rễ nấm, nhưng khi đưa các hạt từ vùng đất có rễ nấm sang vùng đất lạ khác thì cây sẽ bị còi (đặc biệt do thiếu photpho và một số chất khoáng khác), bởi vì rễ của chúng không phát triển thành rễ nấm. Trong các nghiên cứu thực nghiệm, người ta cũng đã thấy kết quả tương tự khi nấm cộng sinh trong đất bị chất hóa học giết chết. Các nhà trồng cây và trồng rừng đã áp dụng phương pháp nhiễm bào tử nấm cho cây trồng để kích thích tạo rễ nấm bằng cách nhiễm bào tử rễ nấm cho hạt cây nảy mầm. Những cây thông được nhiễm bào tử nấm bằng cách như vậy sinh trưởng nhanh và khỏe hơn so với thông không bị nhiễm.

c) Kiểu sống gửi, sống ký sinh và sống ăn thịt

Đa số loài thực vật có mối quan hệ dinh dưỡng cộng sinh với nấm và vi khuẩn. Ngoài ra, có một số loài thực vật có quan hệ dinh dưỡng với các loài khác bằng kiểu dinh dưỡng sống gửi, sống ký sinh hoặc sống ăn thịt.

– Kiểu sống gửi:

Kiểu sống gửi là kiểu dinh dưỡng của một thực vật này sinh trưởng trên cơ thể của một thực vật khác, thường sử dụng cành hoặc thân để làm giá bám. Các cây sống gửi thường hấp thụ nước và muối khoáng qua lá hơn là qua rễ. Các thực vật sống gửi thường là các loài dương xỉ (thuộc chi *Platicerium*) và nhiều loài phong lan.

– Kiểu sống ký sinh:

Khác với kiểu sống gửi, các cây sống ký sinh hấp thụ muối khoáng và chất hữu cơ từ cây chủ nhờ hệ rễ mọc sâu vào mô của cây chủ. Các cây ký sinh điển hình là cây tầm gửi (thuộc chi *Phoradendron*), dây tơ hồng (thuộc chi *Cuscuta*).

1.2.4. Cơ sở khoa học của việc tưới nước

a) Cân bằng nước của cây trồng

Cân bằng nước được hiểu như là sự tương quan giữa quá trình hấp thụ nước và quá trình thoát hơi nước. Khi sự mất nước được bù lại bằng sự nhận nước đến mức cây bão hòa nước thì đó là trạng thái cân bằng nước dương, còn khi có sự thiếu hụt nước trong cây thì đó là trạng thái cân bằng nước âm. Ở trạng thái cân bằng nước âm thì cây bắt đầu thiếu nước và cây bị hạn. Vấn đề đặt ra bây giờ là phải tưới nước cho cây trồng, tuy nhiên cần tưới nước cho cây một cách hợp lý.

b) Tưới nước hợp lý cho cây trồng

Để có một chế độ nước thích hợp, tạo điều kiện tốt cho cây sinh trưởng và phát triển nhằm đạt năng suất cao trong sản xuất, cần phải thực hiện việc tưới nước một cách hợp lý cho cây. Vậy thế nào là tưới nước hợp lý? Đó là việc thực hiện cùng một lúc ba vấn đề sau:

– Khi nào cần tưới nước? Ngày nay căn cứ vào các chỉ tiêu sinh lý về chế độ nước của cây trồng như: sức hút nước của lá, nồng độ hay áp suất thẩm thấu của dịch tế bào, trạng thái của khí khổng, cường độ hô hấp của lá, v.v... để xác định thời điểm cần tưới nước.

– Lượng nước cần tưới là bao nhiêu? Lượng nước tưới phải căn cứ vào nhu cầu nước của từng loài cây, tính chất vật lý, hóa học của từng loại đất và các điều kiện môi trường cụ thể.

– Cách tưới nước như thế nào? Cách tưới nước phụ thuộc vào các nhóm cây trồng khác nhau. *Ví dụ*: Cây lúa nước có thể tưới ngập nước, đối với các cây trồng cạn thì cần tưới đạt 80% ẩm dung toàn phần của đất. Cách tưới nước còn phụ thuộc vào các loại đất. *Ví dụ*: đối với đất cát phải tưới nhiều lần, đối với đất mặn phải tưới nhiều nước hơn nhu cầu nước của cây, v.v...

1.2.5. Bón phân hợp lý cho cây trồng

Phân bón có vai trò rất quan trọng trong việc nâng cao năng suất cây trồng. Vì vậy, vấn đề bón phân hợp lý cho cây trồng là vấn đề hết sức quan trọng trong nông nghiệp. Cũng như vấn đề tưới nước hợp lý, vấn đề bón phân hợp lý cho cây trồng cũng phải trả lời và thực hiện những vấn đề sau: Bón bao nhiêu, bón khi nào, bón thế nào và bón loại phân gì?

a) Lượng phân bón phải căn cứ vào các yếu tố sau đây

– Nhu cầu dinh dưỡng của cây trồng (lượng chất dinh dưỡng để hình thành một đơn vị thu hoạch).

– Khả năng cung cấp chất dinh dưỡng của đất.

– Hệ số sử dụng phân bón.

Dựa vào các yếu tố này có thể tính được lượng phân bón cần thiết cho một thu hoạch định trước.

b) Thời kỳ bón phân: Phải căn cứ vào các giai đoạn trong quá trình sinh trưởng của mỗi loại cây trồng.

c) Cách bón phân: Bón lót (bón trước khi trồng), bón thúc (bón trong quá trình sinh trưởng của cây) và có thể bón phân qua đất hoặc bón phân qua lá.

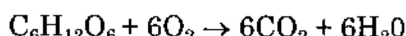
d) Bón loại phân gì: Phải dựa vào từng loài cây trồng và giai đoạn phát triển của cây.

1.3. HÔ HẤP TẾ BÀO

1.3.1. Ba giai đoạn hô hấp tế bào. Phân giải glucoz

Tế bào sống, thực vật cũng như động vật, phân giải các chất hữu cơ chứa thế năng để tổng hợp ATP là dạng năng lượng sử dụng cho các quá trình sống như tổng hợp chất, sinh trưởng, phát triển, sinh sản... Quá trình chuyển hóa năng lượng đó được gọi là sự hô hấp tế bào. Chất hữu cơ cung cấp năng lượng có thể là cacbohydrat, lipit, protein..., nhưng trong đa số tế bào glucoz là nhiên liệu phổ biến nhất, cho nên ở đây ta xem xét sự phân giải glucoz như là mô hình chung của hô hấp tế bào.

Quá trình phân giải glucoz là quá trình oxy hóa - khử bao gồm các phản ứng hóa học trong đó có sự chuyền electron từ chất phản ứng này sang chất phản ứng khác. Trong phản ứng oxy hóa - khử, sự giải phóng electron từ một chất nào đó được gọi là *sự oxy hóa*, còn sự nhận electron bởi một chất nào đó được gọi là *sự khử*. Chất cho (mất) electron (bị oxy hóa) được gọi là *nhân tố khử* (reducing agent), còn chất nhận electron (bị khử) được gọi là *nhân tố oxy hóa* (oxydizing agent). *Ví dụ*, phản ứng oxy hóa - khử của hô hấp là:



$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_20$$

trong đó glucoz bị oxy hóa, còn O_2 bị khử. Glucoz là nhân tố khử, còn O_2 là nhân tố oxy hóa. Nhân tố oxy hóa ở đây là oxy, nhưng trong nhiều phản ứng oxy hóa - khử khác, chất oxy hóa tức là chất nhận electron có thể là chất nào đó chứ không nhất thiết phải là oxy, *ví dụ* chất NAD^+.

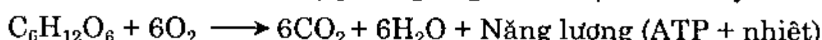
Quá trình hô hấp tế bào gồm 3 giai đoạn diễn ra kế tiếp nhau:

– Đường phân là giai đoạn phân giải glucoz thành axit piruvic.

– Chu trình Crep là giai đoạn oxy hóa - khử axit piruvic để giải phóng electron.

– Chuỗi chuyền electron và tổng hợp ATP.

Phương trình chung của sự phân giải glucoz được trình bày như sau:

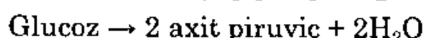


$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{Năng lượng (ATP + nhiệt)}$$

Năng lượng được giải phóng từ phân giải glucoz được tế bào sử dụng để tổng hợp ATP từ ADP + P, một phần năng lượng được biến thành nhiệt. Để hiểu được quá trình chuyển hóa năng lượng trên đây xem xét 3 giai đoạn của hô hấp tế bào.

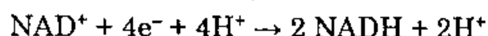
a) Đường phân

Đường phân là giai đoạn thứ nhất trong sự phân giải glucoz, và có thể xem là pha kỵ khí của hô hấp tế bào (vì không sử dụng oxy), trong đó một phân tử glucoz (6 cacbon) bị oxy hóa phân giải thành 2 phân tử axit piruvic (3 cacbon), một phần năng lượng giải phóng được tế bào tích vào ATP.



$$\text{Glucoz} \rightarrow 2 \text{ axit piruvic} + 2H_2O$$

4 phân tử ATP được hình thành, nhưng 2 ATP bị sử dụng cho quá trình vì vậy sản sinh được 2 ATP. Đồng thời 4 electron được giải phóng và NAD^+ (nicotinamidadenindinucleotit) bị khử thành NADH:



$$NAD^+ + 4e^- + 4H^+ \rightarrow 2\ NADH + 2H^+$$

Thực ra quá trình đường phân rất phức tạp gồm 10 giai đoạn (10 phản ứng) diễn ra trong bào tương, mỗi giai đoạn được xúc tác bởi enzym đặc thù, nhưng kết quả là qua đường phân, tế bào sản sinh được 2 ATP và 2 NADH. Ta thấy không có CO_2 được sản sinh trong đường phân. Đường phân có thể xảy ra với sự thiếu vắng oxy hoặc với sự có oxy. Khi có oxy, axit piruvic sẽ đi vào chu trình Crep để tiếp tục quá trình phân giải. Đối với vi khuẩn kỵ khí thì đường phân (được gọi là sự lên men) là giai đoạn độc nhất để giải phóng năng lượng và tích chúng vào ATP, *ví dụ* sự lên men rượu, lên men axit lactic. Đối với cơ thể đa bào thì đường phân là giai đoạn đầu của hô hấp hiếu khí, và quá trình chuyển hóa năng lượng vào ATP sẽ được tiếp tục bởi chu trình Crep xảy ra trong ty thể khi có oxy.

Chu trình Crep và quá trình oxy - photphorin hóa xảy ra trong ty thể có thể xem là pha hiếu khí của hô hấp tế bào.

b) Chu trình Crep

Trong trường hợp có oxy, axit piruvic sẽ xâm nhập vào chất nền ty thể. Ở đây nhờ hệ enzym có trong chất nền của ty thể, axit piruvic sẽ tiếp tục đi vào quá trình oxy hóa - khử và năng lượng được giải phóng sẽ được chuyển hóa vào ATP. Đầu tiên 2 axit piruvic chuyển hóa thành 2 axetil coenzym A (axetil CoA) và sản sinh ra 2 CO_2 và 2 NADH. Tiếp theo 2 axetil CoA đi vào chu trình axit citric (hay còn gọi là chu trình axit tricacboxylic, hay là chu trình Crep vì do ông Hans Krebs phát hiện đầu tiên). Được gọi là chu trình axit citric vì sản phẩm đầu tiên từ sự oxy hóa axetil CoA là axit citric và sản phẩm cuối cùng cũng là axit citric. Chu trình axit citric diễn ra trong chất nền ty thể gồm 8 giai đoạn (phản ứng) và được xúc tác bởi 8 enzym đặc thù và kết quả là năng lượng được giải phóng được tích vào 2 ATP, 8 electron được giải phóng trong đó 6 electron sẽ khử 6 NAD^+ thành 6 NADH và 2 electron sẽ khử 2 FAD^+ (flavinadenindinucleotit) thành 2 $FADH_2$, đồng thời giải phóng 4 CO_2. Kết quả của chu trình Crep là 2 phân tử axit piruvic bị oxy hóa - khử sẽ sản sinh được 2 ATP. Số năng lượng còn lại được tích trong 6 NADH và 2 $FADH_2$.

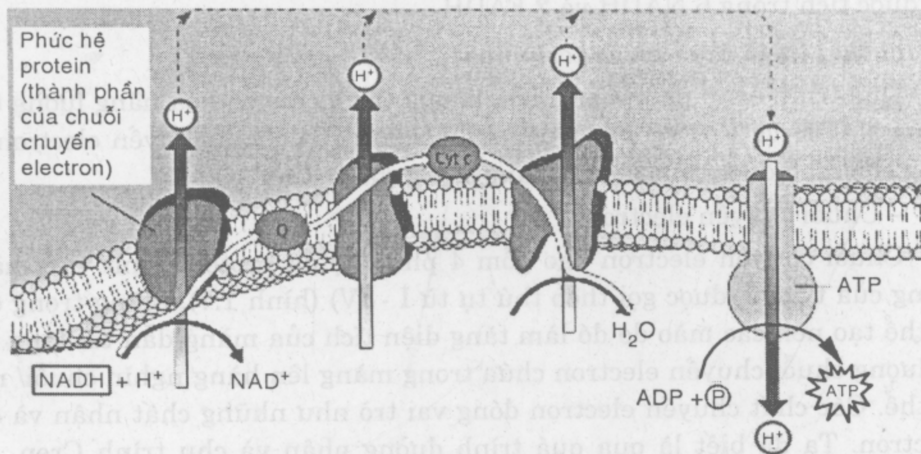
c) Quá trình oxy - photphorin hóa

Quá trình oxy - photphorin hóa là quá trình chuyển hóa năng lượng tích trong NADH và $FADH_2$ vào trong ATP thông qua chuỗi chuyền electron và tổng hợp ATP được thực hiện ở màng trong của ty thể.

– Chuỗi chuyền electron:

Chuỗi chuyền electron bao gồm 4 phức hệ đa protein định vị ở màng trong của ty thể (được gọi theo thứ tự từ I - IV) (hình 1.7). Màng trong của ty thể tạo nên các mào do đó làm tăng diện tích của màng dẫn tới tăng cao số lượng chuỗi chuyền electron chứa trong màng lên hàng nghìn chuỗi/ một ty thể. Các chất chuyền electron đóng vai trò như những chất nhận và cho electron. Ta đã biết là qua quá trình đường phân và chu trình Crep, các electron được giải phóng đã được tích vào NADH và $FADH_2$ có mặt trong chất nền. NADH sẽ chuyền electron cho flavoprotein FMN (được gọi theo tên của nhóm không phải protein của phức hệ là FMN - flavin mononucleotit) có trong phức hệ I. Trong phức hệ I, FMN sẽ chuyền electron cho protein Fe - S (protein chứa sắt và lưu huỳnh), protein Fe - S sẽ chuyền electron cho ubikinon Q. Ubikinon Q là chất nhận electron (không phải protein) có mặt trong màng nhưng thường không chứa trong phức hệ. Một mặt khác, $FADH_2$ chuyền electron cho protein Fe - S của phức hệ II, protein Fe - S lại chuyền electron cho ubikinon Q. Dòng electron từ

ubikinon Q được chuyển cho các chất của phức hệ III bao gồm các cytocrom b, c1, tiếp đó electron được chuyển qua cytocrom c (một protein không nằm trong màng mà ở dạng hòa tan trong chất nền cạnh màng) đến phức hệ IV bao gồm các cytocrom a và a3 (còn được gọi là cytocrom oxydaza). Cytocrom là những protein có chứa nhóm hem chứa Fe (giống hem của hemoglobin của máu), nhờ nguyên tử Fe chúng có khả năng nhận electron và chuyền electron. Cuối cùng cytocrom a3 chuyền electron cho oxy. Oxy là chất nhận electron cuối cùng trong chuỗi chuyền electron. Oxy liên kết với hydro tạo nên nước H_2O. Mục đích của dãy chuyền electron là kìm hãm tốc độ "rơi năng lượng" của electron từ NADH và $FADH_2$ đến oxy, từ đó năng lượng trong electron được giải phóng từ từ từng phần nhỏ một qua nhiều chặng của chuỗi. Nếu như năng lượng trong electron giải phóng từ NADH và $FADH_2$ được chuyền ngay cho oxy sẽ xảy sự "bùng nổ nhiệt" đốt cháy tế bào. Một vấn đề đặt ra là qua quá trình chuyền electron, năng lượng được giải phóng từ từ từng phần một, nhưng số năng lượng này sẽ được tích vào ATP như thế nào? Sự tổng hợp ATP được kèm theo chuỗi chuyền electron và diễn ra nhờ phức hệ protein - enzym ATP - sintetaza (được gọi là phức hệ Fo - F1) khu trú trong màng trong của ty thể theo cơ chế hóa thẩm thấu.



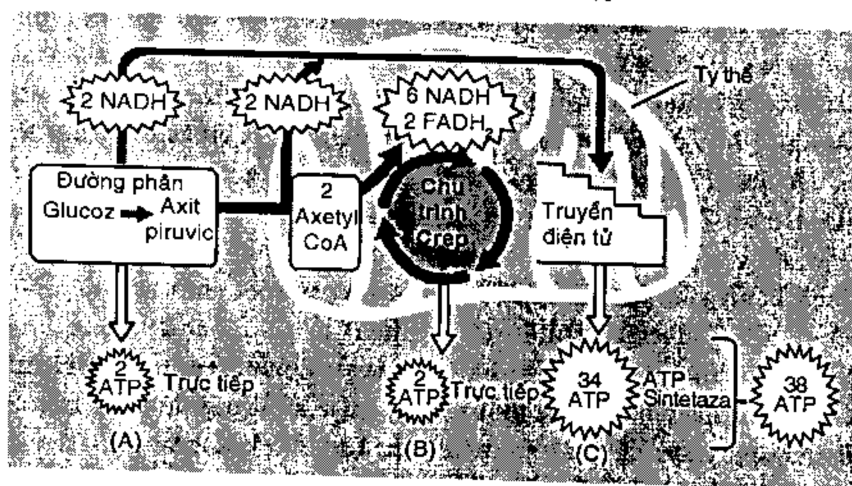
Hình 1.7. **Các thành phần của chuỗi hô hấp được định vị trên màng trong của ty thể**

– Sự tổng hợp ATP. Cơ chế hóa thẩm thấu:

Sự tổng hợp ATP được kèm theo chuỗi chuyền electron nhờ phức hệ ATP - sintetaza trong màng trong (màng của mào) ty thể. ATP - sintetaza hoạt động như một bơm ion H^+. Sự chuyền electron qua chuỗi tạo nên lực để vận tải proton (H^+) từ chất nền qua màng vào xoang gian màng và như vậy đã tạo nên gradien H^+ (sai khác nồng độ H^+) giữa hai phía đối lập của màng

trong (giữa xoang gian màng và xoang chất nền), tức là tạo nên điện thế màng. Lực điện thế màng này tạo nên dòng H^+ từ xoang gian màng đi xuyên qua phức hệ ATP - sintetaza vào chất nền và là động lực thúc đẩy ATP - sintetaza hoạt động tổng hợp ATP từ ADP và P có trong chất nền. Cơ chế này được gọi là cơ chế *hóa thẩm thấu* (chemiosmosis) của sự tổng hợp ATP trong màng ty thể (được Peter Mitchell phát kiến và ông đã được giải thưởng Nobel vào năm 1978). ATP - sintetaza là phức hệ protein gồm 2 đơn vị cấu thành. Một đơn vị gồm nhiều polypeptit tạo thành. Một đơn vị tạo nên cái cuống nằm trong màng trong (Fo), một đơn vị khác tạo nên cái mũ nằm nhô ra trong xoang nền (F1) (vì vậy ATP - sintetaza được gọi là phức hệ Fo - F1 có dạng hình nấm với kích thước khoảng 11nm). Khi có dòng H^+ đi từ xoang gian màng vào chất nền xuyên qua phần cuống tạo nên lực làm xoay phần cuống (hoạt động như một máy rotor nano), đồng thời làm xoay phần mũ hoạt động như một chiếc bàn xoay thu hút ADP và P liên kết với nhau tạo nên ATP (hình 1.8).

Sơ đồ ở hình 1.8 và chỉ ra sự sản sinh ATP của đường phân, chu trình Crep và chuỗi chuyển electron kèm theo sự tổng hợp ATP



Hình 1.8. **Sơ đồ ba giai đoạn của hô hấp tế bào**

1.3.2. Hiệu suất sử dụng năng lượng của hô hấp tế bào

Qua 3 quá trình: đường phân, chu trình Crep và chuỗi chuyển electron kèm theo sự tổng hợp ATP chúng ta thấy:

– Phân tử glucoz bị phân giải qua nhiều giai đoạn và năng lượng được giải phóng đã được tích vào ATP.

– Qua đường phân tạo nên 2 ATP và 2 NADH.

– Qua chu trình Crep tạo nên 2 ATP, 8 NADH và 2 $FADH_2$.

– Qua chuỗi chuyền electron, các electron tích trong NADH và $FADH_2$ được chuyền qua chuỗi chuyền electron và với cơ chế hóa thẩm thấu đã tạo nên từ 32 đến 34 ATP.

– Tổng kết lại, tổng số ATP được tạo ra là: 2 ATP (từ đường phân) + 2 ATP (từ chu trình Crep) + 32 hoặc 34 ATP (từ chuỗi chuyền electron và tổng hợp ATP nhờ ATP - sintetaza) = 36 hoặc 38 ATP. Đạt hiệu suất 36 hay 38 ATP là tùy thuộc vào loại tế bào. *Ví dụ* đối động vật, với tế bào nơron hiệu suất là 36 ATP còn đối với tế bào gan, hoặc tế bào cơ tim đạt 38 ATP.

– Hiệu suất chuyển hóa năng lượng của quá trình hô hấp là: một mol glucoz khi bị phân giải sẽ giải phóng 686kcal. Số năng lượng cần tích vào ATP là 7,3kcal/mol. Như vậy trong 38 ATP đã tích được: 38 x 7,3 = 277,4kcal. Hiệu suất chuyển hóa năng lượng sẽ là: 277,4/686 ≈ 0,4. Như vậy có khoảng 40% năng lượng được chuyển hóa từ glucoz sang ATP. Số 60% năng lượng còn lại được chuyển thành nhiệt (*ví dụ*, cơ thể chúng ta sử dụng một phần số nhiệt năng để duy trì thân nhiệt –37°C), số còn lại bị thoát ra môi trường.

1.3.3. Quá trình lên men (fermentation)

Như trên đây ta đã thấy sự phân giải glucoz đến tận cùng để tổng hợp ATP xảy ra với sự có mặt của oxy như là chất nhận electron cuối cùng. Nếu không có oxy thì quá trình oxy - photphorin hóa bị đình trệ. Tuy nhiên có nhiều dạng tế bào oxy hóa chất hữu cơ để tích lũy ATP không cần đến oxy, đó là *sự lên men*. Ta đã biết qua quá trình đường phân, glucoz bị oxy hóa phân giải thành 2 phân tử piruvat (piruvat là dạng ion hóa của axit piruvic) không cần đến oxy (cần nhớ là sự oxy hóa không nhất thiết phải phản ứng với oxy mà là sự giải phóng electron và proton từ một chất nào đó). Như vậy ở đây chất nhận electron (nhân tố oxy hóa) là NAD^+ chứ không phải oxy. Chất NAD^+ khi nhận electron (nhận proton) sẽ biến thành NADH (nhân tố khử), một số năng lượng được giải phóng được sử dụng để tổng hợp 2 phân tử ATP. Nếu có oxy, piruvat sẽ được tiếp tục oxy hóa trong ty thể. Sự lên men là một trường hợp biến đổi của quá trình đường phân trong điều kiện thiếu oxy (kỵ khí). Trong điều kiện không có oxy, piruvat không đi vào quá trình oxy - photphorin hóa mà sẽ bị biến đổi thành các sản phẩm cuối cùng khác nhau: ancol (sự lên men rượu) hoặc axit lactic (sự lên men axit lactic).

a) Sự lên men rượu là sự lên men trong đó sản phẩm cuối cùng là ancol (rượu ethanol). Quá trình lên men rượu bao gồm đường phân tạo ra piruvat, sau đó piruvat chuyển hóa thành axetaldehit (2C) với sự giải phóng CO_2, Tiếp theo axetaldehit bị khử bởi NADH để tạo thành ethanol và tái sinh NAD^+. NAD^+ được tái sử dụng cho đường phân tiếp tục. Đa số vi khuẩn, nấm men thực hiện sự lên men rượu trong điều kiện kỵ khí để tích lũy năng

lượng vào ATP. Con người sử dụng vi khuẩn và nấm men trong công nghệ lên men sản xuất rượu bia, làm bánh mỳ,...

b) Sự lên men axit lactic là sự lên men trong đó sản phẩm cuối cùng là axit lactic. Trong sự lên men axit lactic, piruvat bị khử trực tiếp bởi NADH để tạo thành axit lactic với sự giải phóng CO_2. Sự lên men axit lactic quan sát thấy ở một số vi khuẩn và nấm. Vi khuẩn và nấm thường được sử dụng trong công nghệ sản xuất phomat, sữa chua.

Đối với thực vật, ngoài hô hấp hiếu khí, cũng quan sát thấy lên men, *ví dụ* lên men rượu (ở mầm đậu Hà Lan, lúa, đại mạch vào những ngày đầu sau khi nảy mầm, ở rễ cà rốt), lên men axit lactic (khoai tây giữ trong khí nitơ). Quá trình lên men rượu cũng có thể xảy ra ở các mô thực vật được cung cấp oxy một cách bình thường. *Ví dụ*, trong mô mọng nước của quả táo, chanh, quất,... thấy xuất hiện các sản phẩm của lên men rượu.

Đối với cơ thể người, trong tế bào cơ khi thiếu oxy, quá trình đường phân sẽ chuyển thành quá trình lên men axit lactic và khi đó piruvat sẽ chuyển thành axit lactic. Axit lactic là chất độc tích lũy nhiều trong cơ thể gây nên mệt mỏi và đau (*ví dụ* khi ta chạy nước rút 100m, leo nhanh cầu thang nhiều bậc), nhưng bình thường axit lactic được chuyên chở đến gan nhờ dòng máu, trong gan chúng lại được chuyển hóa thành piruvat để cơ thể sử dụng.

c) So sánh sự lên men với hô hấp tế bào

– Giống nhau:

+ Đều thông qua quá trình đường phân để phân giải glucoz thành piruvat và tổng hợp được 2 phân tử ATP.

+ Đều sử dụng chất NAD^+ làm chất nhận electron để tạo thành NADH.

– Khác nhau:

+ Trong cơ chế oxy hóa NADH thành NAD^+. Đối với lên men, chất nhận electron cuối cùng là piruvat (trong sự lên men axit lactic), hoặc là axetaldehit (trong sự lên men rượu). Trái lại, đối với hô hấp, chất nhận electron cuối cùng là oxy.

+ Trong cơ chế chuyển hóa năng lượng. Đối với hô hấp, sự chuyển electron từ NADH sang oxy không chỉ để khôi phục NAD^+ mà còn là động lực để tạo được nhiều ATP hơn. Nếu so sánh hiệu suất chuyển hóa năng lượng, thì hô hấp sản sinh số lượng ATP nhiều hơn 19 lần so với lên men (38ATP/2ATP).

d) Tiến hóa của đường phân

Vai trò của đường phân trong sự lên men cũng như trong hô hấp thể hiện quá trình tiến hóa lâu dài. Có thể xem đường phân là dạng chuyển hóa

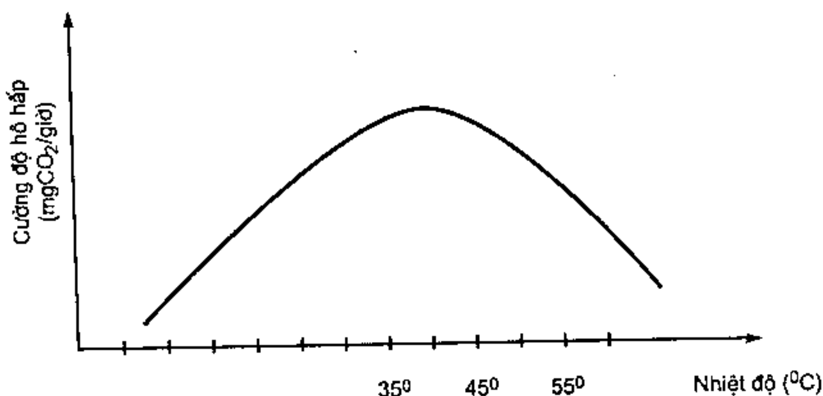
năng lượng cổ sơ nhất. Các cơ thể nhân sơ đầu tiên (xuất hiện cách đây khoảng 3,5 tỷ năm) sinh sống trong điều kiện chưa có oxy (oxy trong khí quyển chỉ xuất hiện khi xuất hiện các vi khuẩn lam cách đây khoảng 2,5 - 2,7 tỷ năm), chúng sử dụng đường phân để tạo ATP không cần đến oxy. Đường phân được thực hiện trong tế bào chất không cần đến bào quan. Các cơ thể nhân sơ hiện nay tiếp tục sử dụng đường phân ở dạng lên men, còn cơ thể nhân chuẩn sử dụng đường phân như là giai đoạn đầu tiên của quá trình hô hấp tế bào

1.3.4. Các nhân tố môi trường ảnh hưởng đến hô hấp

a) Hô hấp và nhiệt độ

Hô hấp bao gồm các phản ứng hóa học với sự xúc tác của các enzym, do đó phụ thuộc chặt chẽ vào nhiệt độ.

Mối quan hệ giữa cường độ hô hấp và nhiệt độ thường được biểu diễn bằng đồ thị có đường cong một đỉnh (hình 1.9).



Hình 1.9. **Ảnh hưởng của nhiệt độ lên hô hấp**

Nhiệt độ thấp nhất tại đó cây bắt đầu hô hấp biến thiên trong khoảng 0^0C - 10^0C tùy theo loài cây ở các vùng sinh thái khác nhau.

Nhiệt độ tối ưu cho hô hấp trong khoảng 35^0C - 40^0C.

Nhiệt độ tối đa cho hô hấp trong khoảng 45^0C - 55^0C.

b) Hô hấp với hàm lượng nước trong cơ thể, cơ quan hô hấp

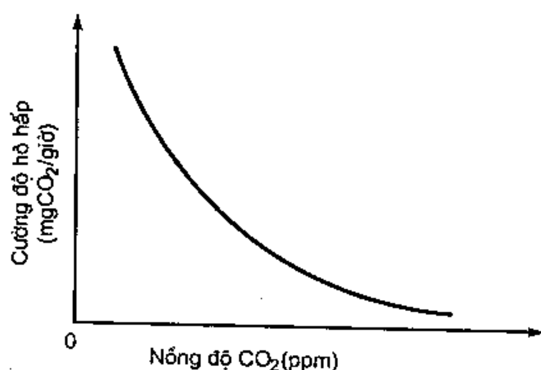
Nước là dung môi và là môi trường cho các phản ứng hóa học xảy ra. Nước còn tham gia trực tiếp vào quá trình oxy hóa nguyên liệu hô hấp. Vì vậy hàm lượng nước trong cơ quan, cơ thể liên quan trực tiếp đến cường độ hô hấp.

Các nghiên cứu cho thấy: Cường độ hô hấp tỷ lệ thuận với hàm lượng nước (độ ẩm tương đối) của cơ thể, cơ quan hô hấp. Hàm lượng nước trong cơ quan

hô hấp càng cao thì cường độ hô hấp càng cao và ngược lại. Hạt thóc, ngô phơi khô có độ ẩm khoảng 13 - 16% có cường độ hô hấp rất thấp (ở mức tối thiểu).

c) Hô hấp và nồng độ O_2, CO_2 trong không khí

– Nồng độ O_2: O_2 tham gia trực tiếp vào việc oxy hóa các chất hữu cơ và là chất nhận điện tử cuối cùng trong chuỗi chuyền điện tử để sau đó hình thành nước trong hô hấp hiếu khí. Vì vậy, nếu nồng độ O_2 trong không khí giảm xuống dưới 10% thì hô hấp sẽ bị ảnh hưởng và khi giảm xuống dưới 5% thì cây chuyển sang phân giải kỵ khí là dạng hô hấp không có hiệu quả năng lượng, rất bất lợi cho cây trồng.



***Hình 1.10.* Ảnh hưởng của nồng độ CO_2 lên hô hấp**

– Nồng độ CO_2: CO_2 là sản phẩm của quá trình hô hấp. Các phản ứng decacboxy hóa để giải phóng CO_2 là các phản ứng thuận nghịch. Nếu hàm lượng CO_2 cao trong môi trường sẽ làm cho phản ứng chuyển dịch theo chiều nghịch và hô hấp bị ức chế (hình 1.10).

1.3.5. Hô hấp và vấn đề bảo quản nông sản thực phẩm

a) Mục tiêu của bảo quản: Giữ được đến mức tối đa số lượng và chất lượng của đối tượng bảo quản trong suốt quá trình bảo quản.

b) Ảnh hưởng của hô hấp trong quá trình bảo quản

Hô hấp tiêu hao chất hữu cơ của đối tượng bảo quản, do đó làm giảm số lượng và chất lượng trong quá trình bảo quản.

– Hô hấp làm tăng nhiệt độ trong môi trường bảo quản, do đó làm tăng cường độ hô hấp của đối tượng bảo quản.

– Hô hấp làm tăng độ ẩm của đối tượng bảo quản, do đó làm tăng cường độ hô hấp của đối tượng bảo quản.

– Hô hấp làm thay đổi thành phần khí trong môi trường bảo quản: Khi hô hấp tăng, O_2 sẽ giảm, CO_2 sẽ tăng và khi O_2 giảm quá mức, CO_2 tăng quá mức thì hô hấp ở đối tượng bảo quản sẽ chuyển sang dạng phân giải kỵ khí và đối tượng bảo quản sẽ bị phân hủy nhanh chóng.

c) Các biện pháp bảo quản

Các biện pháp bảo quản đều nhằm mục đích giảm mức tối thiểu cường độ hô hấp.

Để giảm cường độ hô hấp đến mức tối thiểu (không giảm đến 0 vì đối tượng bảo quản sẽ chết) người ta thường sử dụng ba biện pháp bảo quản sau đây:

– Bảo quản khô: Biện pháp bảo quản này thường sử dụng để bảo quản các loại hạt trong các kho lớn. Trước khi đưa hạt vào kho, hạt được phơi khô với độ ẩm khoảng 13 - 16% tùy theo từng loại hạt.

– Bảo quản lạnh: Phần lớn các loại thực phẩm, rau quả được bảo quản bằng phương pháp này. Chúng được giữ trong các kho lạnh, tủ lạnh ở các ngăn có nhiệt độ khác nhau. *Ví dụ*: khoai tây ở 4^0C, cải bắp ở 1^0C, cam, chanh ở 6^0C, và các loại rau khác là 3 - 7^0C.

– Bảo quản trong điều kiện nồng độ CO_2 cao gây ức chế hô hấp: Đây là biện pháp bảo quản hiện đại và cho hiệu quả bảo quản cao. Biện pháp này thường sử dụng các kho kín có nồng độ CO_2 cao, hoặc đơn giản hơn là các túi polyetilen. Tuy nhiên, việc xác định nồng độ CO_2 thích hợp là điều kiện hết sức quan trọng đối với các đối tượng bảo quản và mục đích bảo quản.

1.4. QUANG HỢP

1.4.1. Khái niệm về quang hợp

Quang hợp là phương thức dinh dưỡng của các sinh vật có khả năng chuyển hóa quang năng thành hóa năng tích trong các chất hữu cơ. Quang hợp không chỉ là phương thức dinh dưỡng đặc trưng cho tảo và thực vật mà còn có ở các vi khuẩn quang hợp và vi khuẩn lam. Các sinh vật quang hợp là những sinh vật sản xuất và chúng cung cấp nguồn chất hữu cơ cho các sinh vật tiêu thụ trong sinh giới.

Phương trình tổng quát của quá trình quang hợp ở cây xanh như sau:



$$6\ CO_2 + 12\ H_2O + \text{quang năng} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6\ H_2O$$

trong đó chất cacbohydrat được tạo thành là glucoz. H_2O có cả ở hai vế vì tế bào sử dụng 12 phân tử H_2O, nhưng lại sản sinh ra 6 phân tử H_2O qua quá trình quang hợp.

1.4.2. Sắc tố quang hợp và lục lạp

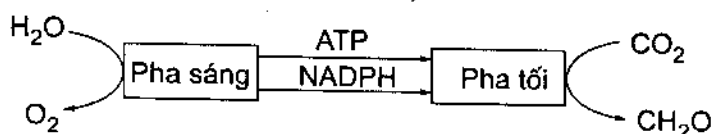
Vi khuẩn cũng như tảo và thực vật có khả năng quang hợp là nhờ có các sắc tố quang hợp. Đối với tảo và thực vật, sắc tố quang hợp chủ yếu là chất diệp lục có màu lục (clorophyl), ngoài ra còn có chất sắc tố vàng, da cam (carotenoit), và sắc tố xanh mặt (phicobilin). Các sắc tố chứa trong màng tilacoit của lục lạp. Nhờ các sắc tố chứa trong lục lạp mà cây xanh có khả năng hấp thụ ánh sáng mặt trời và chuyển hóa thành năng lượng tích trong chất hữu cơ.

Ở vi khuẩn quang hợp, sắc tố là bacteriorodopxin, bacterioclorophyl, hoặc bacteriopheophitin định khu trong màng sinh chất vì chúng chưa có lục lạp. Đối với vi khuẩn lam thì hệ sắc tố clorophyl không được định khu trong lục lạp (vì chúng không có lục lạp) mà định khu trong các màng tilacoit là phần biến đổi của màng sinh chất, nằm rải rác trong tế bào chất.

1.4.3. Các pha của quang hợp

Quá trình quang hợp là một chuỗi dài các phản ứng oxy hóa - khử phức tạp gồm hai pha: pha sáng và pha tối.

Sơ đồ 2 pha của quang hợp (hình 1.11):

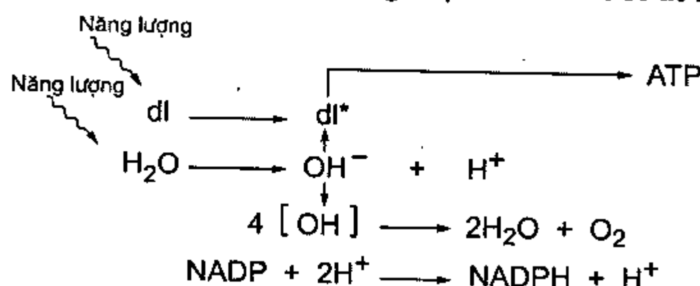


Hình 1.11. Sơ đồ 2 pha của quang hợp

a) Pha sáng

Trong pha sáng chất clorophyl hấp thụ các quang tử (photon), một số electron được giải phóng khỏi quỹ đạo, các electron giải phóng được truyền qua chuỗi chuyền electron khu trú trong màng tilacoit của lục lạp. Sự chuyền electron đã tạo nên một thế năng dẫn đến sự tổng hợp ATP nhờ phức hệ ATP - sintetaza có trong màng tilacoit.

Trong pha sáng dưới tác động của ánh sáng, nước được phân ly để cung cấp electron bù đắp cho số electron bị giải phóng khỏi clorophyl. Sản phẩm của quang phân nước là O_2 và các proton (H^+). Các electron được chuyển cho $NADP^+$ và $NADP^+$ biến thành NADPH; ATP và NADPH là nguồn năng lượng và lực khử cần cho giai đoạn tối. Pha sáng được biểu diễn ở sơ đồ hình 1.12.



Hình 1.12. Sơ đồ pha sáng của quang hợp

dl: diệp lục (clorophyl) ở trạng thái gốc; dl*: diệp lục ở trạng thái kích thích.

– Hệ quang hợp:

Hệ quang hợp được xem như đơn vị quang hợp có chức năng thu bắt photon từ ánh sáng mặt trời, chứa trong màng tilacoit, bao gồm phức hệ

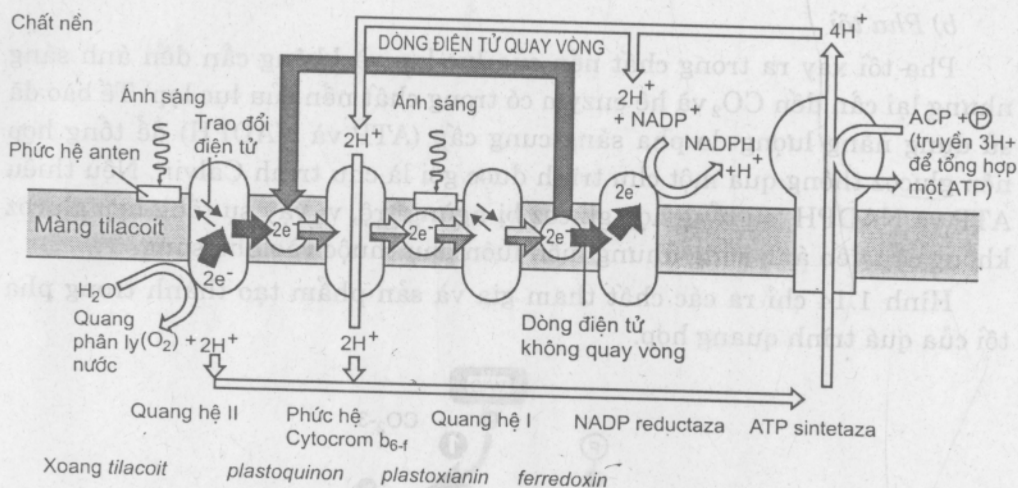
protein chứa các sắc tố được gọi là *phức hệ thu bắt photon*. Phức hệ thu bắt photon bao gồm protein đặc thù liên kết với các phân tử sắc tố khác nhau (clorophyl a, clorophyl b, và carotinoit).

Trong phức hệ thu bắt photon có chứa *trung tâm phản ứng*. Trung tâm phản ứng là protein chứa 2 phân tử clorophyl a và chất nhận electron đầu tiên. Phức hệ thu bắt photon đóng vai trò như giàn anten thu bắt các photon. Khi một phân tử sắc tố thu nhận một photon thì năng lượng được chuyển từ phân tử sắc tố này sang các sắc tố khác và cuối cùng chuyển vào cho 2 phân tử chlorophyl a trong trung tâm phản ứng. Khi clorophyl a thu nhận photon, electron của chúng bị giải phóng ra khỏi quỹ đạo. Bình thường nếu chúng ta tách clorophyl khỏi lục lạp và để trong ống nghiệm thì khi chúng hấp thụ photon, electron được giải phóng sẽ nhanh chóng trở về quỹ đạo và năng lượng photon sẽ chuyển hóa thành nhiệt và phát quang. Nhưng trong trung tâm phản ứng, electron được giải phóng không trở về trạng thái gốc ban đầu vì chúng được chuyển cho chất nhận đầu tiên có trong trung tâm. Trong màng tilacoit của lục lạp thường chứa 2 hệ quang hợp: hệ quang hợp I và hệ quang hợp II sai khác nhau ở trung tâm phản ứng về clorophyl a và protein liên kết với chúng. Trong hệ quang hợp II, clorophyl a có bước sóng 680nm (được gọi là P680), còn trong hệ quang hợp I, clorophyl a có bước sóng 700nm (được gọi là P700). Chúng ta hãy xem xét cơ chế hoạt động của 2 hệ quang hợp trong sự chuyển hóa năng lượng photon thành năng lượng tích trong ATP và NADPH của pha sáng. Khi electron được giải phóng tùy theo con đường chuyền của chúng qua chuỗi chuyền electron, người ta phân biệt: dòng chuyền electron không vòng và dòng chuyền electron vòng.

– Dòng chuyền electron không vòng bao gồm 8 giai đoạn: (1) 2 phân tử clorophyl a P 680 trong hệ II hấp thụ photon và trở thành trạng thái kích thích, electron được giải phóng. (2) electron được thu bắt bởi chất nhận đầu tiên của trung tâm phản ứng. (3) phân tử nước bị phân ly thành 2 electron, 2 ion hydro và một nguyên tử oxy nhờ enzym. Electron được giải phóng từ sự phân ly nước được dùng để bù cho electron của P680 bị mất đi. Các nguyên tử oxy nhanh chóng liên kết với nhau tạo nên phân tử oxy (O_2). (4) electron mang năng lượng kích thích do ánh sáng được chuyền từ hệ II sang hệ I thông qua chuỗi chuyền electron (hoạt động giống chuỗi chuyền electron của hô hấp trong ty thể) gồm plastokinon (Pq), phức hệ cytocrom và plastoxyanin (Pc). (5) năng lượng được giải phóng do dòng electron "rơi" được sử dụng để tạo nên ATP nhờ phức hệ ATP - sintetaza định khu trong màng tilacoit. (6) Đồng thời, trong phức hệ I, 2 phân tử clorophyl a P700 của trung tâm phản ứng hấp thụ photon, electron được giải phóng và được chuyền ngay cho chất nhận đầu tiên của trung tâm phản ứng. "Lỗ hổng"

electron của P700 được bù đắp bởi electron đến từ phức hệ II. (7) electron mang năng lượng kích thích do ánh sáng được chuyển từ chất nhận đầu tiên trong phức hệ I được chuyền cho protein ferredoxyn (Fd) định khu trong màng tilacoit. (8) enzym $NADP^+$ reductaza xúc tác chuyển electron từ Fd sang $NADP^+$ để tạo thành NADPH.

Sơ đồ phức tạp của 8 giai đoạn (hình 1.13) qua đó năng lượng ánh sáng được hấp thụ bởi clorophyl và được chuyển hóa thành năng lượng tích trong ATP và NADPH là các chất tích năng lượng được tế bào sử dụng để tổng hợp glucoz trong pha tối của quang hợp.



***Hình 1.13.* Tám giai đoạn của pha sáng của quang hợp ở thực vật**

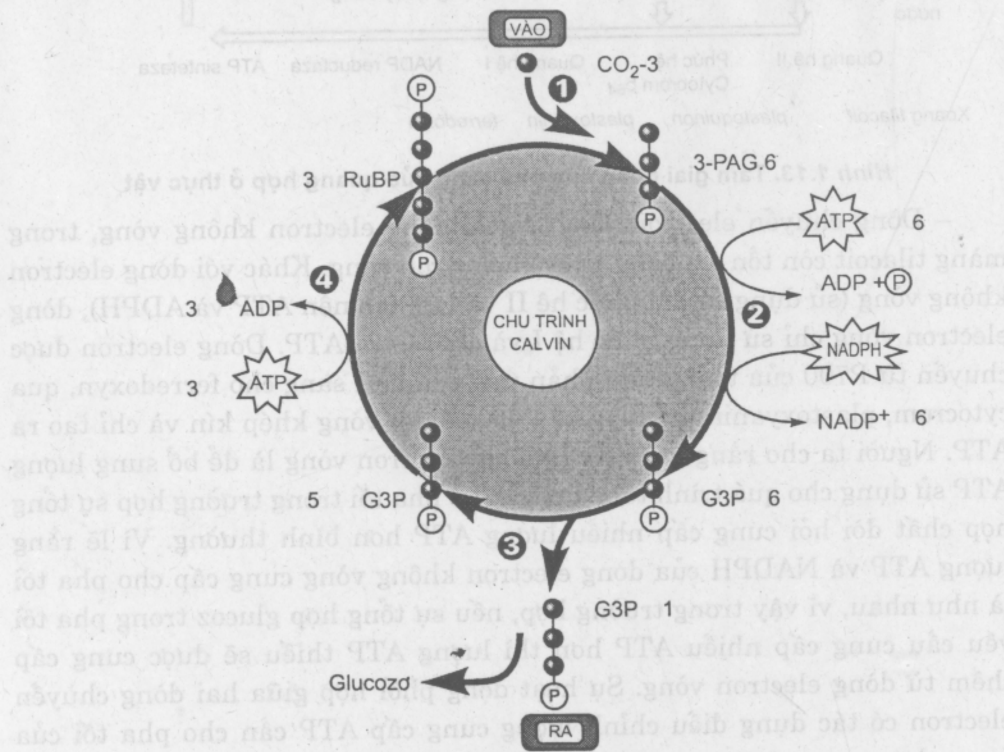
– Dòng chuyền electron vòng: Ngoài dòng electron không vòng, trong màng tilacoit còn tồn tại dòng chuyền electron vòng. Khác với dòng electron không vòng (sử dụng cả hai phức hệ II và I để tạo nên ATP và ADPH), dòng electron vòng chỉ sử dụng phức hệ I và chỉ tạo ra ATP. Dòng electron được chuyền từ P700 của trung tâm phản ứng của hệ I sang cho ferredoxyn, qua cytocrom, plastoxyanin lại quay về P700 thành vòng khép kín và chỉ tạo ra ATP. Người ta cho rằng vai trò của dòng electron vòng là để bổ sung lượng ATP sử dụng cho quá trình tổng hợp chất ở pha tối trong trường hợp sự tổng hợp chất đòi hỏi cung cấp nhiều lượng ATP hơn bình thường. Vì lẽ rằng lượng ATP và NADPH của dòng electron không vòng cung cấp cho pha tối là như nhau, vì vậy trong trường hợp, nếu sự tổng hợp glucoz trong pha tối yêu cầu cung cấp nhiều ATP hơn thì lượng ATP thiếu sẽ được cung cấp thêm từ dòng electron vòng. Sự hoạt động phối hợp giữa hai dòng chuyền electron có tác dụng điều chỉnh lượng cung cấp ATP cần cho pha tối của quang hợp.

Cơ chế chuyển hóa năng lượng từ dòng năng lượng electron để tổng hợp ATP trong lục lạp cũng theo cơ chế hóa thẩm thấu giống với hô hấp trong ty thể. Năng lượng từ dòng electron "rơi" là động lực tạo nên gradien H^+ (tức là điện thế màng) giữa 2 phía đối diện của màng tilacoit (giữa xoang màng tilacoit và xoang chất nền lục lạp. Dòng proton H^+ sẽ đi xuyên qua phức hệ ATP - sintetaza có trong màng tilacoit kích động chúng tổng hợp ATP từ ADP và P. Phần mũ của ATP - sintetaza nằm thòi ra phía chất nền cho nên ATP được tổng hợp sẽ đi vào chất nền để sử dụng cho sự tổng hợp glucoz xảy ra trong chất nền lục lạp.

b) Pha tối

Pha tối xảy ra trong chất nền của lục lạp và không cần đến ánh sáng nhưng lại cần đến CO_2 và hệ enzym có trong chất nền của lục lạp. Tế bào đã sử dụng năng lượng do pha sáng cung cấp (ATP và NADPH) để tổng hợp nên glucoz thông qua một chu trình được gọi là chu trình Calvin. Nếu thiếu ATP và NADPH, sự tổng hợp glucoz bị ngừng trệ, vì vậy sự tổng hợp glucoz không cần đến ánh sáng nhưng luôn luôn phụ thuộc vào pha sáng.

Hình 1.14 chỉ ra các chất tham gia và sản phẩm tạo thành trong pha tối của quá trình quang hợp.



Hình 1.14. **Sơ đồ tóm tắt chu trình Calvin**

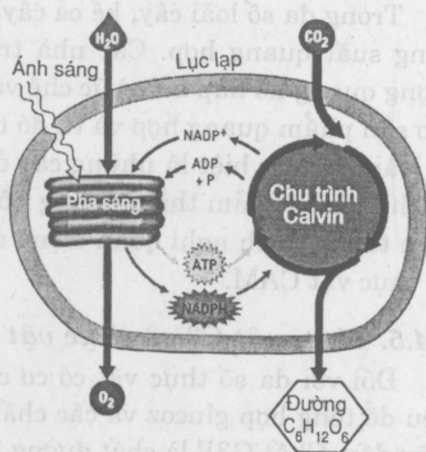
Chu trình Calvin là chu trình đồng hóa cacbon. Cacbon từ phân tử CO_2 cung cấp và sản phẩm được tạo thành ở dạng đường 3 cacbon là glixeraldehit - 3 - photphat (G3P), gồm 3 giai đoạn:

(1) *Cố định cacbon*: Chu trình sử dụng lần lượt mỗi lần một phân tử CO_2 liên kết với đường 5 cacbon là ribulo - 2 - photphat (RuBP) nhờ enzym RuBP cacboxylaza (còn gọi là enzym Rubisco, là enzym có nhiều nhất trong cây xanh và cũng là loại enzym có nhiều nhất trong thế giới sống). Sản phẩm của phản ứng là hợp chất 6 cacbon không bền vững nên nhanh chóng bị phân giải tạo nên hai phân tử 3 - photphatglixerat (3 - PGA).

(2) *Khử cacbon:* Mỗi phân tử 3 - photphatglixerat thu nhận nhóm photphat từ ATP để tạo thành 1,3 - photphatglixerat. Tiếp theo 1,3 - photphatglixerat bị khử bởi một đôi electron từ NADPH và tạo thành đường 3 cacbon là glixeraldehit - 3 - photphat (G3P). Người ta đã tính toán được rằng phải sử dụng 3 phân tử CO_2 để tạo nên 6 phân tử G3P, trong đó 1 phân tử G3P được tế bào sử dụng để tổng hợp nên glucoz hoặc các hợp chất hữu cơ khác. Còn 5 phân tử G3P còn lại sẽ được tiếp tục đưa vào chu trình để chuyển hóa thành 3 phân tử RuBP.

(3) *Tái sinh RuBP*: 5 phân tử G3P sẽ tiếp tục đi vào chu trình và sử dụng năng lượng từ ATP để tái sinh chất đường 3 cacbon là ribulo - 2 - photphat (RuBP) là chất nhận CO_2. Như vậy chu trình Calvin sẽ được tiếp diễn.

Để tổng hợp được một phân tử G3P và tái sinh RuBP, chu trình Calvin trong chất nền lục lạp tiêu tốn 9 phân tử ATP và 6 phân tử NADPH cung cấp từ pha sáng do sự phối hợp của hai hệ quang hợp II và I, phối hợp giữa dòng chuyền electron không vòng và dòng chuyền electron vòng mà ta đã xem xét ở phần trên. Sơ đồ quang hợp được tóm tắt ở hình 1.15.



Hình 1.15. Sơ đồ tóm tắt các giai đoạn của quang hợp

1.4.4. Quang hô hấp

Thực vật ở cạn xuất hiện cách đây khoảng 475 triệu năm. Chúng có nhiều đặc điểm thích nghi với đời sống ở cạn, đặc biệt là vấn đề chống mất nước. Một *ví dụ* quan trọng là mâu thuẫn giữa quang hợp và hô hấp cũng như giữa quang hợp và sự thoát hơi nước. CO_2 cần cho quang hợp được thu nhận vào lá qua khí khổng, đồng thời khí khổng cũng là con đường thoát

hơi nước chủ yếu. Trong những ngày nắng nóng, đa số cây thường đóng khí khổng để tránh mất nước do thoát hơi nước. Điều đó làm giảm lượng CO_2 vào khí khổng và do đó làm giảm quang hợp. Khi khí khổng bị đóng hẹp lại, nồng độ CO_2 trong các xoang khí của lá bị giảm thì nồng độ O_2 giải phóng từ pha sáng của quang hợp tăng lên. Những tình huống trên tạo nên quá trình gọi là quang hô hấp.

Quá trình được gọi là quang hô hấp bởi vì nó xảy ra trong ánh sáng (quang) và tiêu thụ O_2 và sản sinh CO_2 (hô hấp). Tuy nhiên, không giống như quá trình hô hấp tế bào bình thường, quang hô hấp không sản sinh ATP, mà ngược lại tiêu thụ ATP. Cũng không giống quang hợp, quang hô hấp không sản sinh ra chất hữu cơ. Như vậy, quang hô hấp làm giảm năng suất quang hợp, thể hiện ở chỗ vì có sự chuyển đổi sản phẩm của chu trình Calvin. Bình thường quang hợp sử dụng enzym Rubisco để cố định CO_2, chuyển hóa RuBP thành chất G3P, từ đó tạo thành đường và các sản phẩm hữu cơ khác. Trong trường hợp quang hô hấp thì enzym Rubisco lại liên kết với O_2 (vì nồng độ O_2 cao trong khi nồng độ CO_2 thấp) chuyển hóa RuBP thành 2 - cacbon photphoglicolat. Chất này không có ích cho cây nên sẽ bị phân hủy.

Trong đa số loài cây, kể cả cây lương thực, quang hô hấp làm giảm 50% năng suất quang hợp. Các nhà trồng trọt rất quan tâm nghiên cứu hiện tượng quang hô hấp bởi vì ức chế và loại trừ được quang hô hấp sẽ giúp tăng cao sản phẩm quang hợp và từ đó tăng cao sản lượng mùa màng. Trong một số loài cây, đặc biệt là những cây ở vùng khí hậu khô nóng, có nhiều cơ chế thích nghi để giảm thiểu quang hô hấp và làm tối ưu chu trình Calvin. Hai hiện tượng thích nghi quan trọng như thế được quan sát thấy ở thực vật C4 và thực vật CAM.

1.4.5. Thực vật C3 và thực vật C4

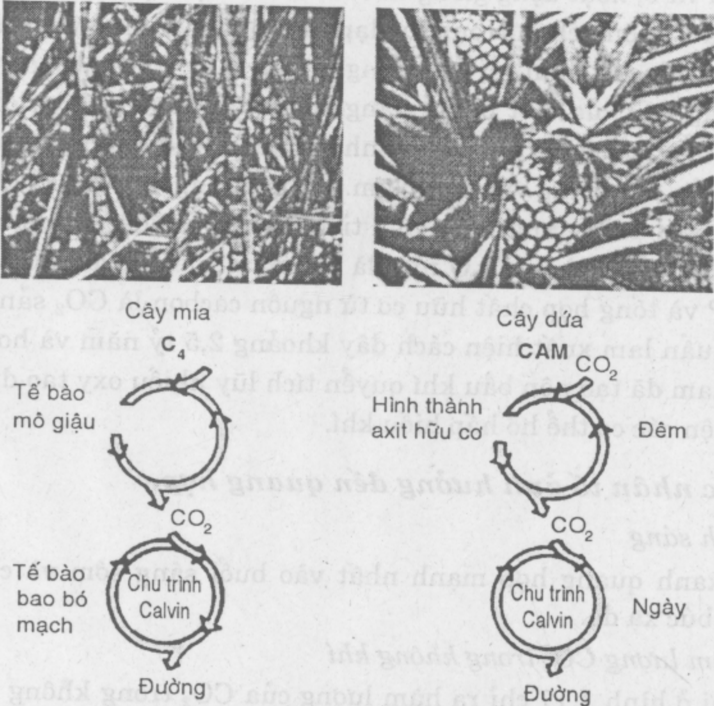
Đối với đa số thực vật có cơ chế tổng hợp chất đường G3P (là nguyên liệu để tổng hợp glucoz và các chất hữu cơ khác nhau) như ta đã xem xét ở trên đây. Chất G3P là chất đường 3 cacbon cho nên con đường tổng hợp chất hữu cơ thông qua chất G3P được gọi là con đường C3 và thực vật đó được gọi là thực vật C3.

Đối với một số thực vật khác được gọi là thực vật C4 được đặc trưng ở chỗ trong chu trình Calvin, sản phẩm cuối cùng được tạo ra không phải là chất 3 cacbon như G3P mà là chất 4 cacbon. Có khoảng vài nghìn loài thực vật thuộc 19 họ, trong đó có nhiều cây trồng như cây mía, cây ngũ cốc thuộc họ hòa thảo là thuộc thực vật C4. Thực vật C4 được đặc trưng bởi cấu trúc của bộ máy quang hợp. Thực vật C4 có 2 loại tế bào quang hợp riêng biệt: tế bào trung diệp của lá (như ở thực vật C3) và các tế bào bao bó mạch của gân lá. Quá trình quang hợp (pha tối) được thực hiện tách biệt theo không gian:

sự cố định CO_2 từ không khí được thực hiện ở tế bào trung diệp (mô giậu) để tạo nên hợp chất 4 cacbon là malat. Malat được xem như nguồn dự trữ cacbon tạm thời để cung cấp cho chu trình Calvin xảy ra ở tế bào bao bó mạch (hình 1.16). Bằng cách phân vùng để dự trữ nguồn CO_2 như vậy, các thực vật C4 thích nghi được với điều kiện nhiệt đới nóng do cường độ chiếu sáng quá mạnh làm cho khí khổng phải đóng kín để chống mất nước cho cây (vì vậy gây khó khăn cho sự sử dụng CO_2 của không khí).

1.4.6. Thực vật CAM

Loại thích nghi quang hợp thứ hai với điều kiện khô nóng được quan sát thấy ở thực vật CAM (CAM là viết tắt của Crassulacean Acid Metabolism - kiểu chuyển hóa của thực vật họ thuốc bỏng - Crassulaceae là loài cây được nghiên cứu đầu tiên). Thuộc thực vật C4 ngoài cây thuộc họ thuốc bỏng còn có các cây sống ở sa mạc như xương rồng, dứa... Ở đây sự thích nghi của quang hợp được thực hiện trong tế bào trung diệp nhưng theo sự phân chia về thời gian. Ban ngày để chống mất nước khí khổng đóng và ban đêm khí khổng mở. Ban đêm khi khí khổng mở, lá cây tranh thủ hấp thu CO_2 và biến đổi thành chất hữu cơ 4 cacbon tích lũy trong không bào. Về ban ngày, khi khí khổng đóng, khi phản ứng sáng cung cấp ATP và NADPH, chu trình Calvin sẽ xảy ra với nguồn CO_2 cung cấp từ chất hữu cơ dự trữ (hình 1.16).



Hình 1.16. **Quang hợp ở thực vật C4, cây mía và ở thực vật CAM, cây dứa**

1.4.7. Tiến hóa của quang hợp

Quang hợp xuất hiện rất sớm trong quá trình tiến hóa của cơ thể sống. Vi khuẩn quang hợp xuất hiện đầu tiên cách đây khoảng 3,5 tỷ năm. Dạng vi khuẩn quang hợp đầu tiên là dạng quang dưỡng giống với quang dưỡng của vi khuẩn tía gram âm (*Rhodopseudomonas viridis*) hay vi khuẩn cổ ưa muối (*Halobacteria halobium*) hiện nay. Chúng không có lục lạp. Hệ sắc tố của chúng là sắc tố bacteriorodopxin liên kết với retinol có vai trò hấp thụ ánh sáng để thực hiện sự vận chuyển proton H^+. Hệ sắc tố cũng như các enzym, protein, cofactor tạo nên *trung tâm phản ứng* chịu trách nhiệm quang hợp đều chứa trong màng sinh chất. Chúng hoạt động tương tự như hệ quang hợp II của tảo và thực vật. Hệ sắc tố hấp thụ photon ánh sáng, dòng chuyền electron tạo nên gradien H^+ kích hoạt ATP- sintetaza tổng hợp ATP. Đối với nhiều loại vi khuẩn, *ví dụ* vi khuẩn lục sunphua và vi khuẩn helio (*Heliobacteria*), trung tâm phản ứng chứa sắc tố pheophitin và các chất chuyền electron, và dòng chuyền electron hoạt động tổng hợp ATP giống như hệ quang hợp I của tảo và thực vật.

Đối với vi khuẩn lam (*Cyanobacteria*) tuy chúng chưa có lục lạp như tảo và thực vật, nhưng chúng có cả hai hệ quang hợp II và I với hệ sắc tố là clorophyl a và b, hoạt động giống như ở tảo và thực vật. Điều khác biệt là hệ sắc tố II và I không chứa trong lục lạp như ở tảo và thực vật mà được chứa trong màng tilacoit nằm rải rác trong tế bào chất. Màng tilacoit của chúng là do sự gấp nếp của một phần màng sinh chất được tách ra đi vào tế bào chất. Nên nhớ là lục lạp của cơ thể nhân chuẩn (tảo, thực vật) có nguồn gốc cộng sinh của một dạng vi khuẩn lam. Dạng quang hợp của vi khuẩn lam là dạng quang tự dưỡng xuất hiện đầu tiên, sử dụng sắc tố clorophyl như chất hấp thụ photon, sử dụng H_2O như là nguồn H^+ để chuyển hóa thành năng lượng ATP và tổng hợp chất hữu cơ từ nguồn cacbon là CO_2 sản sinh ra khí oxy. Vi khuẩn lam xuất hiện cách đây khoảng 2,5 tỷ năm và hoạt động của vi khuẩn lam đã tạo nên bầu khí quyển tích lũy nhiều oxy tạo điều kiện cho sự xuất hiện các cơ thể hô hấp hiếu khí.

1.4.8. Các nhân tố ảnh hưởng đến quang hợp

a) Ánh sáng

Cây xanh quang hợp mạnh nhất vào buổi sáng sớm và chiều là thời gian giàu bức xạ đỏ.

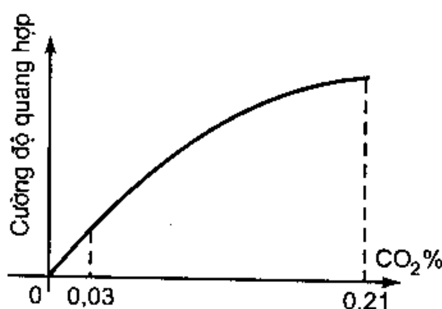
b) Hàm lượng CO_2 trong không khí

Đồ thị ở hình 1.17 chỉ ra hàm lượng của CO_2 trong không khí gây ảnh hưởng như thế nào đối với cường độ quang hợp.

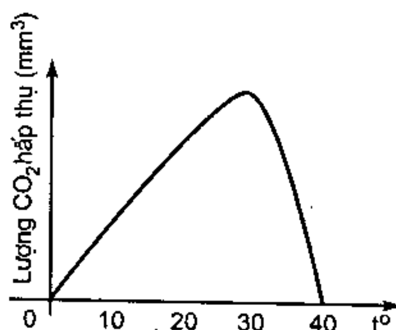
c) Nhiệt độ

Nhiệt độ không khí cũng là nhân tố gây ảnh hưởng đến cường độ quang hợp.

Đồ thị ở hình 1.18 chỉ ra ảnh hưởng của nhiệt độ đến quang hợp.



Hình 1.17. **Biểu đồ biểu diễn sự biến đổi cường độ quang hợp theo tỷ lệ CO_2 không khí**



Hình 1.18. **Biểu đồ biểu diễn mối quan hệ giữa nhiệt độ và quang hợp**

1.4.9. Vai trò của quang hợp đối với hệ sinh thái và con người

a) Vai trò của quang hợp đối với hệ sinh thái

Ba vai trò chủ yếu của quang hợp đối với hệ sinh thái và đời sống con người là:

– Quang hợp tạo nên chất hữu cơ cung cấp nguồn thức ăn cho toàn bộ thế giới sinh vật và con người.

– Quang hợp tạo cân bằng hệ sinh thái và toàn bộ sinh quyển, đặc biệt là cân bằng hàm lượng CO_2 và O_2 khí quyển.

– Quang hợp là phương thức duy nhất chuyển hóa năng lượng ánh sáng mặt trời (quang năng) thành hóa năng tích trong chất hữu cơ mà thế giới sống có thể sử dụng được.

b) Quang hợp và năng suất cây trồng

– Quang hợp quyết định năng suất cây trồng:

Người ta đã chứng minh được rằng: Quang hợp là quá trình cơ bản quyết định năng suất cây trồng. Phân tích thành phần hóa học trong sản phẩm thu hoạch của cây trồng có các số liệu sau: C: 45%; O: 42 - 45%; H: 6,5% chất khô. Tổng ba nguyên tố này chiếm 90 - 95% khối lượng chất khô. Phần còn lại: 5 - 10% là các nguyên tố khoáng. Rõ ràng 90 - 95% sản phẩm thu hoạch của cây lấy từ CO_2 và H_2O thông qua hoạt động quang

hợp. Chính vì vậy chúng ta có thể khẳng định rằng: Quang hợp quyết định 90 -95% năng suất cây trồng.

Người ta đã tính được rằng: nếu chỉ sử dụng 5% năng lượng ánh sáng, cây trồng đã có thể cho năng suất gấp đến 4 - 5 lần năng suất cao nhất hiện nay. Như vậy, trồng trọt đúng là một hệ thống sử dụng chức năng cơ bản của cây xanh - chức năng quang hợp và tất cả các biện pháp kỹ thuật của hệ thống trồng trọt đều nhằm mục đích sao cho mỗi hoạt động của bộ máy quang hợp có hiệu quả nhất.

– Các biện pháp nâng cao năng suất cây trồng thông qua quang hợp:

Các biện pháp kỹ thuật nhằm nâng cao năng suất cây trồng chính là các biện pháp nhằm:

+ Tăng cường độ và hiệu suất quang hợp bằng chọn giống, lai tạo giống mới có khả năng quang hợp cao.

+ Điều khiển sự sinh trưởng của diện tích lá bằng các biện pháp kỹ thuật như bón phân, tưới nước hợp lý.

+ Nâng cao hệ số hiệu quả quang hợp và hệ số kinh tế bằng chọn giống và các biện pháp kỹ thuật thích hợp.

+ Chọn các giống cây trồng có thời gian sinh trưởng vừa phải, hoặc trồng vào thời vụ thích hợp để cây trồng sử dụng được tối đa ánh sáng mặt trời cho quang hợp.

– Triển vọng năng suất cây trồng:

Trên quan điểm quang hợp, muốn tăng năng suất cây trồng, chúng ta phải điều khiển hệ quang hợp cả 3 mặt: thành phần tạo nên hệ, cấu trúc của hệ và hoạt động của hệ sao cho có hiệu quả nhất. Trong thực tiễn sản xuất, người ta đã nghiên cứu tạo ra các hệ quang hợp cho năng suất cao, như hệ quang hợp của tảo Chlorella, hệ quang hợp tối ưu của thực vật bậc cao trong điều kiện khí hậu nhân tạo. Các hệ quang hợp này đã sử dụng được 5% ánh sáng mặt trời và cho năng suất khoảng 125 tạ/ha (vùng ôn đới), 250 tạ/ha (vùng nhiệt đới). Trong khi hầu hết các quần thể cây trồng, kể cả quần thể rừng nhiệt đới chỉ mới sử dụng được 0,5 - 2,5% ánh sáng mặt trời và cho năng suất khoảng 50 tạ/ha.

Trong tương lai, với sự tiến bộ của các biện pháp chọn, lai tạo giống mới, với sự hoàn thiện các biện pháp kỹ thuật canh tác, chắc chắn việc nâng cao năng suất cây trồng ở một đất nước giàu ánh sáng như nước ta sẽ có triển vọng rất to lớn.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Trình bày và vẽ sơ đồ vận chuyển nước từ đất qua rễ vào thân và từ thân lên lá.
2. Làm bảng liệt kê các nguyên tố vi lượng và chức năng của chúng đối với cây trồng.
3. Nêu vai trò của nitơ, hấp thụ nitơ và chuyển hóa nitơ ở thực vật.
4. Nêu các biện pháp tưới nước và phân bón hợp lý cho cây trồng.
5. Trình bày các hiện tượng xảy ra trong 2 pha quang hợp và nêu mối liên hệ giữa hai pha của quang hợp.
6. Phân tích sự giống nhau và khác nhau giữa 3 nhóm thực vật C3, C4 và CAM.
7. Quang hô hấp là gì? Tại sao quang hô hấp không có lợi cho cây.
8. Phân tích sai khác giữa hô hấp và quang hợp.
9. Nêu các biện pháp tăng năng suất cây trồng thông qua quang hợp.
10. Nêu cơ sở khoa học của các biện pháp bảo quản nông sản, thực phẩm, rau quả.

Chương 2

CHUYỂN HÓA VẬT CHẤT VÀ NĂNG LƯỢNG Ở ĐỘNG VẬT

Mục tiêu:

– Trình bày được các phương thức và quá trình tiêu hóa và dinh dưỡng ở động vật.

– Trình bày được các phương thức và con đường trao đổi khí ở động vật.

– Trình bày được con đường vận chuyển chất trong cơ thể động vật thông qua hệ tuần hoàn. Vai trò của máu.

– Trình bày các cơ chế cân bằng nội môi và bài tiết các chất dư thừa khỏi cơ thể.

2.1. DINH DƯỠNG VÀ TIÊU HÓA Ở ĐỘNG VẬT

2.1.1. Phương thức dinh dưỡng

Động vật là sinh vật dị dưỡng, chỉ có thể tồn tại và phát triển nhờ các chất hữu cơ có sẵn dưới dạng thức ăn lấy từ môi trường ngoài, đó là các dạng hợp chất hữu cơ phức tạp từ các cơ thể khác. Chúng phải trải qua một quá trình chuyển hóa trung gian mới tạo thành các hợp chất hữu cơ đơn giản, dễ hòa tan và được tế bào hấp thụ như là những chất dinh dưỡng. Đó là quá trình tiêu hóa thức ăn. Tùy theo phương thức tiêu hóa thức ăn, người ta chia động vật thành 3 loại: động vật ăn cỏ, động vật ăn thịt và động vật ăn tạp.

Động vật ăn cỏ như trâu, bò, dê, cừu, ốc sên, cào cào ăn chủ yếu các thức ăn gồm tảo và thực vật (những cơ thể tự dưỡng). Động vật ăn thịt như hổ, báo, nhện, rắn ăn các động vật khác. Động vật ăn tạp như gián, gấu, con người,... ăn thực vật cũng như các động vật khác. Mỗi loài động vật đều có những cơ cấu thích nghi để có khả năng săn bắt và xử lý thức ăn. Phần lớn các loài động vật có thể sử dụng các nguồn thức ăn khác nhau trong trường hợp thức ăn chính không sẵn có. *Ví dụ*, trâu, bò và hươu, nai là những động vật ăn cỏ, song chúng vẫn có thể ăn các động vật nhỏ như côn trùng và giun, hoặc trứng chim kèm theo các thức ăn chủ yếu là cỏ và lá cây. Đa số

động vật ăn thịt có thể ăn được cả thực vật chứa trong dạ dày của con mồi. Tất cả các động vật còn ăn các vi sinh vật có trong thức ăn của chúng.

Mặc dù các loại thức ăn và cách ăn của động vật là khác nhau, nhưng thức ăn của chúng phải thỏa mãn 3 nhu cầu dinh dưỡng sau: cung cấp năng lượng cho hoạt động của tế bào và cơ thể; cung cấp nguyên liệu hữu cơ cho quá trình sinh tổng hợp (bộ xương cacbon để tổng hợp các phân tử đặc thù cho mình); cung cấp các chất dinh dưỡng cần thiết như các axit amin, các vitamin mà cơ thể động vật không thể tự tổng hợp được.

a) Nhu cầu năng lượng

Động vật cũng như tất cả cơ thể sống khác đều sử dụng năng lượng từ dạng ATP để thực hiện sự trao đổi chất, các hoạt động sống khác nhau và điều hòa nhiệt. Cơ thể động vật tích lũy ATP nhờ quá trình oxy hóa các hợp chất hữu cơ như cacbohydrat, lipit và protein. Bình thường glucoz là nhiên liệu chủ yếu để cung cấp năng lượng. Khi lượng glucoz nhiều chúng được chuyển hóa thành glicogen là dạng dự trữ trong gan và cơ. Khi cần thiết cơ thể sẽ chuyển hóa glicogen thành glucoz. Lượng glucoz trong máu luôn ổn định và được điều chỉnh nhờ các hoocmon. Nhiên liệu còn được dự trữ trong chất béo tích trong các mô mỡ. Chất béo tích lũy nhiều năng lượng hơn so với cacbohydrat và protein, 1 gam chất béo bị oxy hóa cho số năng lượng gấp đôi so với oxy hóa 1 gam cacbohydrat hoặc protein. Khi cơ thể bị đói, thiếu nguồn năng lượng cacbohydrat và lipit, cơ thể phải sử dụng protein của cơ thể (trong cơ, trong các mô,...) như là nguồn nhiên liệu, hệ cơ bị giảm khối lượng, não bị thiếu protein có thể dẫn đến thiếu dinh dưỡng và chết. Trái lại, tình trạng dư thừa dinh dưỡng có thể dẫn đến hậu quả xấu, *ví dụ* bệnh béo phì. Khi chúng ta ăn nhiều chất béo, cơ thể có xu thế tích lũy chúng vào các mô mỡ; còn khi chúng ta ăn nhiều chất bột, cơ thể có xu thế oxy hóa chúng, vì vậy sự tăng thể trọng thường là hậu quả trực tiếp của sự dư thừa chất béo trong bữa ăn.

b) Nhu cầu chất dinh dưỡng

Ngoài nhu cầu về nhiên liệu để sản sinh ATP thì cơ thể động vật còn có nhu cầu về nguyên liệu cần thiết cho quá trình sinh tổng hợp. Để xây dựng các phân tử chất hữu cơ phức tạp cần cho sự phát triển và sinh sản, cơ thể động vật phải thu nhận được các chất hữu cơ (tạo bộ xương cacbon) từ thức ăn. Từ nguồn cacbon hữu cơ (như chất đường) và nguồn chất nitơ hữu cơ (từ các axit amin) do sự phân giải tiêu hóa protein, cơ thể động vật xây dựng lên nhiều phân tử hữu cơ khác nhau: cacbohydrat, lipit, protein và axit nucleic.

Ngoài các nhiên liệu và nguyên liệu làm bộ xương cacbon thì trong thức ăn của động vật cần phải có đủ các chất dinh dưỡng cần thiết. Đó là những nguyên liệu sẵn có từ thức ăn mà bản thân cơ thể động vật không thể tự mình tổng hợp từ nguyên liệu thô. Một số chất dinh dưỡng cần thiết này là cần cho

tất cả các động vật, còn một số chất khác chỉ cần cho một số loài. *Ví dụ*, vitamin C là chất dinh dưỡng cần thiết cho con người, động vật linh trưởng, một số loài chim và rắn, nhưng lại không cần thiết cho đa số các loài khác.

Khi động vật không được cung cấp đầy đủ một hoặc nhiều chất dinh dưỡng cần thiết thì nó sẽ bị suy dinh dưỡng. *Ví dụ*, gia súc hoặc các động vật ăn cỏ khác có thể bị thiếu chất khoáng nếu người ta chăn thả chúng trên những cánh đồng mà đất ở đó thiếu chất khoáng chủ yếu. Tình trạng suy dinh dưỡng là phổ biến hơn so với tình trạng thiếu dinh dưỡng trong các quần thể người, và kể cả những người thừa dinh dưỡng (*ví dụ* như những người béo phì) vẫn có thể bị suy dinh dưỡng.

Có 4 loại chất dinh dưỡng cần thiết là: các axit amin không thay thế, các axit béo không thay thế, các vitamin và các chất khoáng.

– Axit amin không thay thế:

Cơ thể động vật cần có đủ 20 loại axit amin để xây dựng nên protein cơ thể, nhưng chúng chỉ có thể tự tổng hợp được khoảng một nửa số axit amin này, thậm chí khi trong thức ăn của chúng có đủ nguồn nitơ hữu cơ. Những axit amin mà cơ thể không thể tự tổng hợp được mà chỉ có thể lấy từ thức ăn ở dạng có sẵn được gọi là các *axit amin không thay thế*. Đối với người trưởng thành, có 8 loại axit amin không thay thế là: valin, lơxin, izolơxin, metionin, triptophan, treonin, lizin, phenilalanin (đối với trẻ em còn có thêm histidin); đối với đa số các loài động vật thì những axit amin nêu trên cũng là các axit amin không thay thế.

Khi trong thức ăn thiếu một hoặc nhiều axit amin không thay thế sẽ dẫn đến một dạng suy dinh dưỡng gọi là *thiếu đạm*. Đây là dạng suy dinh dưỡng phổ biến nhất ở các nước nghèo. Những nạn nhân suy dinh dưỡng thường là trẻ em, chúng có thể lớn song chậm phát triển về thể chất và trí tuệ. Tình trạng suy dinh dưỡng thiếu đạm nêu trên có thể bắt nguồn từ nguyên nhân trẻ thôi bú mẹ và không được nuôi dưỡng đầy đủ. Nguồn thức ăn có chứa đủ các axit amin không thay thế gồm thịt, trứng, phomat, sữa, bơ và các sản phẩm có nguồn gốc động vật. Nguồn protein trong các sản phẩm động vật là đầy đủ, có nghĩa là chúng cung cấp đầy đủ tất cả các axit amin không thay thế. Đa số protein thực vật là không đầy đủ vì chúng thiếu một hoặc nhiều loại axit amin không thay thế. *Ví dụ*, ngô thiếu lizin và triptophan. Nhiều người do hoàn cảnh kinh tế khó khăn chỉ ăn chủ yếu một loại lương thực nào đó (*ví dụ* như ngô, gạo, lúa mỳ, hoặc khoai tây), tuy có đủ lượng calo cần thiết nhưng họ vẫn bị thiếu đạm. Vì vậy, để khắc phục tình trạng trên thì cần phối hợp nhiều nguồn lương thực khác nhau trong bữa ăn để có đủ các loại axit amin không thay thế.

– Chất béo không thay thế:

Cơ thể động vật có thể tự tổng hợp phần lớn các chất béo mà chúng cần

đến. Những axit béo không thay thế là những axit béo mà cơ thể động vật không thể tự tổng hợp được, *ví dụ* như một số axit béo chưa no. Đối với cơ thể người đó là *axit linoleic.* Loại axit béo này cần thiết để tổng hợp các photpholipit, là loại lipit chủ yếu có trong màng tế bào. Đối với người và các động vật, khẩu phần thức ăn bình thường đã có đủ các loại axit béo không thay thế nên ít khi xảy ra tình trạng thiếu hụt chất béo.

– Vitamin:

Vitamin là các phân tử hữu cơ cần có trong khẩu phần thức ăn với lượng rất nhỏ so với axit amin và axit béo không thay thế. Hàng ngày, lượng vitamin cần được cung cấp từ khoảng 0,01 - 100mg là đủ. Song, sự thiếu hụt vitamin có thể gây nên nhiều tình trạng nghiêm trọng.

Cho tới nay, người ta đã xác định được 13 loại vitamin cần thiết cho cơ thể người. Chúng thực hiện nhiều chức năng sinh lý quan trọng khác nhau. Người ta chia vitamin thành 2 nhóm: nhóm vitamin tan trong nước và nhóm vitamin tan trong chất béo (bảng 2.1)

Bảng 2.1. Các vitamin cần thiết cho cơ thể người

Vitamin	Nguồn vitamin chủ yếu	Một số chức năng quan trọng trong cơ thể	Các hội chứng do thiếu hoặc quá thừa vitamin
Các vitamin tan trong nước			
Vitamin B_1 (thiamin)	Thịt lợn, cây họ đậu, lạc, rau, các loại ngũ cốc	Coenzym có tác dụng tách CO_2 từ các hợp chất hữu cơ	Bệnh beriberi (do rối loạn thần kinh; thiếu máu, gầy mòn)
Vitamin B_2 (riboflavin)	Các sản phẩm từ sữa, thịt, rau	Thành phần của các coenzym FAD và FMN	Thương tổn ở da như rách mép
Niacin	Thịt, hạt, ngũ cốc	Thành phần của các coenzym NAD^+ và $NADP^+$	Tổn thương da và ống tiêu hóa, rối loạn thần kinh; tổn thương gan
Vitamin B_6 (piridoxyn)	Quả, thịt, hạt	Coenzym hoạt động trong chuyển hóa axit amin	Dễ bị kích động, co cơ, co giật, thiếu máu; mất cân bằng, tê chân, điều chỉnh kém
Axit pantothenic	Đa số thức ăn: thịt, sản phẩm từ sữa, ngũ cốc,...	Thành phần của coenzym A	Mệt mỏi, tê, ngứa chân tay
Axit folic (folaxin)	Thực vật xanh, cam, chanh, quả, rau củ, ngũ cốc, cây họ Đậu	Coenzym trong chuyển hóa axit nucleic và axit amin	Thiếu máu, tổn thương ống tiêu hóa; không biểu hiện sự thiếu hụt B_{12}
Vitamin B_{12}	Thịt, trứng, sản phẩm từ sữa	Coenzym hoạt động trong chuyển hóa axit nucleic; sự chín của hồng cầu	Thiếu máu, rối loạn thần kinh

Biotin	Rau, quả, cây họ Đậu	Coenzym tham gia quá trình tổng hợp chất béo, glicogen và axit amin	Viêm da dạng vẩy, rối loạn cơ thần kinh
Vitamin C (axit ascobic)	Quả, rau, đặc biệt là cam, chanh, súp lơ, bắp cải, cà chua, ớt xanh	Tác động trong tổng hợp collagen (trong xương, sụn); chất chống oxy hóa có tác dụng khử độc và tăng cường hấp thụ sắt	Bệnh Scobut (thoái hóa da, răng, mạch máu), mệt mỏi, làm vết thương chậm lành, làm suy yếu miễn dịch; gây rối loạn tiêu hóa
Các vitamin tan trong chất béo			
Vitamin A (retinol)	Tiền vitamin A (Beta - caroten) có trong rau quả có màu xanh đậm hoặc màu vàng cam; retinol có trong các sản phẩm từ sữa	Thành phần của các sắc tố mắt, duy trì biểu mô, chống oxy hóa; chống tổn thương màng tế bào	Rối loạn thị giác; da khô, đóng vẩy; đau đầu, dễ bị kích động, nôn mửa, rụng tóc, mờ mắt, tổn thương gan và xương
Vitamin D	Các sản phẩm làm từ sữa, lòng đỏ trứng (Vitamin D được tổng hợp trong da người khi phơi nắng)	Giúp hấp thụ và sử dụng canxi và photpho; kích thích sinh trưởng xương	Còi xương ở trẻ em, loãng xương ở người lớn; tổn thương não, tim mạch và thận
Vitamin E (tocopherol)	Dầu thực vật, quả hạch, hạt giống	Chất chống oxy hóa; chống tổn thương màng tế bào	Chưa biết rõ ở người, có thể gây thiếu máu
Vitamin K (philokinon)	Thực vật xanh, chè (cũng có thể được vi khuẩn trong ruột già tổng hợp)	Quan trọng trong sự đông máu	Rối loạn đông máu; thiếu máu, tổn thương gan

– *Chất khoáng* là chất dinh dưỡng vô cơ có nhu cầu với hàm lượng rất ít, từ 1mg đến 2500mg một ngày (bảng 2.2). Cũng như nhu cầu về vitamin, nhu cầu về chất khoáng thay đổi tùy loài động vật. Cơ thể người và các động vật có xương sống khác có nhu cầu canxi và photpho với một lượng lớn để xây dựng và duy trì bộ xương. Canxi cũng cần thiết cho sự hoạt động bình thường của hệ thần kinh và cơ, còn photpho là thành phần của ATP và axit nucleic. Sắt có trong thành phần của các cytocrom hoạt động trong hô hấp tế bào, và trong hemoglobin của hồng cầu. Magie, sắt, kẽm, đồng, mangan, selen, molipden là các cofactor của nhiều enzym. *Ví dụ*, magie có trong enzym phân giải ATP. Cơ thể động vật có xương sống cần iot để tạo hoocmon tuyến giáp, có tác dụng điều chỉnh tốc độ trao đổi chất. Natri, kali

và clo rất quan trọng đối với sự hoạt động và duy trì cân bằng thẩm thấu giữa tế bào và dịch ngoại bào.

Đa số người tiêu thụ nhiều muối ăn hơn nhu cầu. Tiêu thụ dư thừa muối hoặc các chất khoáng khác có thể gây nên sự rối loạn cân bằng nội môi và dẫn đến ngộ độc. *Ví dụ*, ăn quá nhiều natri có thể làm tăng huyết áp, tiêu thụ quá nhiều sắt sẽ gây tổn thương ở gan.

Bảng 2.2. Nhu cầu về các chất khoáng của cơ thể người

Chất khoáng	Nguồn chất khoáng chủ yếu	Một số chức năng chủ yếu trong cơ thể	Hội chứng do thiếu hụt chất khoáng
Canxi (Ca)	Các sản phẩm từ sữa, thực vật xanh, đậu	Tạo răng và xương, đông máu, hoạt động cơ, thần kinh	Sinh trưởng chậm, xương nhẹ
Photpho (P)	Các sản phẩm từ sữa, thịt, ngũ cốc	Tạo xương và răng, cân bằng axit - bazơ, tổng hợp nucleotit	Mệt mỏi, thiếu chất khoáng trong xương, canxi
Sunphua (S)	Nhiều loại protein	Thành phần của một số axit amin	Hội chứng thiếu hụt chất đạm
Kali (K)	Thịt, các sản phẩm từ sữa, rau, quả, hạt, ngũ cốc	Cân bằng axit - bazơ, cân bằng nước, hoạt động thần kinh	Nhược cơ, liệt, nôn mửa, trụy tim
Clo (Cl)	Muối ăn	Cân bằng axit - bazơ, tạo dịch vị, hoạt động thần kinh, cân bằng thẩm thấu	Chuột rút, chán ăn
Natri (Na)	Muối ăn	Cân bằng axit - bazơ, cân bằng nước, hoạt động thần kinh	Chuột rút, chán ăn
Magie (Mg)	Ngũ cốc, rau xanh	Cofactor, sản sinh ATP	Rối loạn hệ thần kinh
Sắt (Fe)	Thịt, trứng, rau, ngũ cốc, đậu	Thành phần của hemoglobin và các chất truyền điện tử trong chuyển hóa năng lượng; cofactor của enzym	Thiếu máu do thiếu sắt, mệt mỏi, suy yếu miễn dịch
Flo (Fl)	Nước uống, chè, hải sản	Duy trì cấu trúc của xương và răng	Sâu răng
Kẽm (Zn)	Thịt, hải sản, ngũ cốc	Thành phần của một số enzym tiêu hóa và một số protein	Lớn chậm, viêm da dạng vẩy, yếu sinh sản, yếu miễn dịch
Đồng (Cu)	Hải sản, hạt, đậu, nội quan	Cofactor của enzym trong chuyển hóa sắt, tổng hợp melanin, vận chuyển electron	Thiếu máu, biến đổi trong xương và tim mạch

Mangan (Mn)	Quả, hạt, rau, chè, ngũ cốc	Cofactor của enzym	Xương và sụn bất bình thường
Iot (I)	Hải sản, các sản phẩm từ sữa, muối iot	Thành phần của hoocmon tuyến giáp	Bướu cổ (phình tuyến giáp)
Coban (Co)	Thịt, các sản phẩm từ sữa	Thành phần của vitamin B_{12}	Không gây nên hội chứng trừ khi thiếu B_{12}
Selen (Se)	Hải sản, thịt, ngũ cốc	Cofactor của enzym, hoạt động chống oxy hóa khi phối hợp với vitamin E	Đau cơ, suy yếu cơ tim
Crom (Cr)	Men bia, gan, hải sản, thịt, rau	Tham gia vào chuyển hóa glucoz và năng lượng	Chuyển hóa glucoz yếu
Molipden (Mo)	Đậu, ngũ cốc, rau	Cofactor của enzym	Rối loạn bài tiết các hợp chất chứa nitơ

2.1.2. Quá trình tiêu hóa

Quá trình tiêu hóa ở các động vật ăn thịt, ăn thực vật và ăn tạp diễn ra tương tự nhau, bao gồm 4 quá trình liên quan và hỗ trợ cho nhau. Đó là quá trình biến đổi cơ học, quá trình biến đổi hóa học, quá trình hấp thụ và quá trình đào thải.

a) Quá trình biến đổi cơ học

Đây là giai đoạn đầu của quá trình xử lý thức ăn. Thức ăn của động vật thường ở dạng các cơ thể, hoặc bộ phận của cơ thể cần được cắt, xé, nghiền, bóp nhuyễn thành các phần tử nhỏ hơn, tạo điều kiện thuận lợi cho quá trình biến đổi hóa học. Quá trình biến đổi cơ học chủ yếu thực hiện ở khoang miệng (nhờ răng) và thành cơ ở dạ dày.

b) Quá trình biến đổi hóa học

Đây là giai đoạn 2 trong quá trình xử lý thức ăn, là quá trình phân giải thức ăn thành những phân tử bé nhỏ để cơ thể có thể hấp thụ được. Các nguyên liệu hữu cơ trong thức ăn chứa chất đạm, chất béo, chất đường (cacbohydrat) ở dạng tinh bột và polysaccarit. Động vật không thể sử dụng trực tiếp các đại phân tử như thế do hai lý do: 1) các đại phân tử (polyme) rất lớn nên không thể đi xuyên qua màng tế bào để vào trong tế bào; 2) các đại phân tử có trong thức ăn không tương đồng và lạ đối với cơ thể động vật. Cơ thể động vật chỉ có thể tạo nên các đại phân tử của cơ thể chúng từ các đơn phân tử (monome). *Ví dụ*: Con ruồi và con người đều tổng hợp các đại phân tử protein đặc trưng của mình từ cùng 20 loại axit amin.

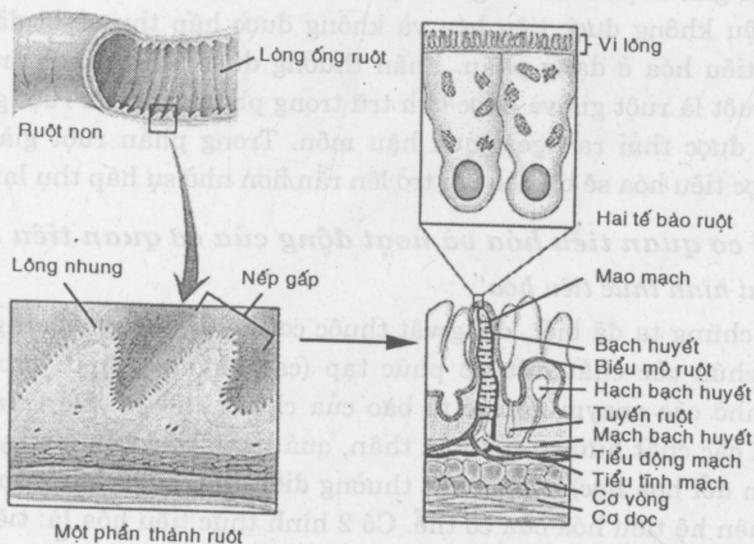
Quá trình tiêu hóa hóa học phân giải các đại phân tử thành các đơn phân tử và sau đó các đơn phân này được hấp thụ vào trong tế bào, chúng

được dùng làm nguyên liệu cho các quá trình tổng hợp nên các đại phân tử đặc thù, hoặc làm nhiên liệu cho quá trình sản xuất ATP. Cụ thể, các đường phức tạp và đường đôi được phân giải thành các đường đơn, chất béo được phân giải thành axit béo và glixerol, protein được phân giải thành axit amin và axit nucleic được phân giải thành nucleotit. Các quá trình biến đổi hóa học thực hiện ở trong ống tiêu hóa nhờ các enzym thủy phân có trong dịch tiêu hóa do các tuyến tiêu hóa tiết ra (tuyến nước bọt, tuyến tụy và tuyến ruột). Ngoài ra, gan tiết mật tuy không có enzym nhưng cũng góp phần nhũ tương hóa chất béo và tạo môi trường thuận lợi cho hoạt động của các enzym tiêu hóa ở ruột.

c) Quá trình hấp thụ chất dinh dưỡng

Quá trình hấp thụ là giai đoạn thứ 3 trong quá trình tiêu hóa thức ăn thể hiện ở chỗ các tế bào động vật hấp thụ các đơn phân (các axit amin, đường đơn,...) từ ống tiêu hóa, đặc biệt là ruột non. Ruột non có cấu tạo thích nghi tăng cao bề mặt hấp thụ.

– Bề mặt hấp thụ của ruột được tăng lên rất nhiều nhờ các nếp gấp của niêm mạc ruột. Lớp biểu mô của niêm mạc uốn lượn tạo nên các lông ruột (lông nhung). Các tế bào của biểu mô lông ruột có các lông cực nhỏ (vi lông - do màng sinh chất tạo thành) nằm trên bề mặt của tế bào (hình 2.1). Cấu tạo lông nhung và vi lông làm tăng bề mặt hấp thụ của ruột lên nhiều lần (ở người, bề mặt hấp thụ của ruột tăng lên gấp 600 - 1000 lần so với bề mặt của ống ruột) tạo điều kiện để cơ thể hấp thụ được nhiều và hết các chất dinh dưỡng.



Hình 2.1. **Cấu tạo của thành ruột**

– Cơ chế hấp thụ:

Các chất dinh dưỡng được hấp thụ qua màng tế bào lông ruột theo cơ chế khuếch tán (như glixerol, axit béo, vitamin tan trong dầu), hoặc theo cơ chế vận chuyển tích cực (như glucoz, axit amin).

– Sự vận chuyển các chất hấp thụ:

Các chất được hấp thụ qua màng ruột sẽ được vận chuyển về tim để được phân phối đến các tế bào của cơ thể theo 2 con đường: đường bạch huyết và đường máu.

+ Theo con đường bạch huyết: Axit béo và glixerol sau khi thấm qua màng tế bào lông ruột sẽ được tổng hợp thành lipit. Phần lớn lipit được vận chuyển vào các mao mạch bạch huyết trong lông ruột, rồi theo mạch bạch huyết ngực để trở về tim, qua tĩnh mạch đòn trái và tĩnh mạch chủ trên (một phần nhỏ lipit có mạch cacbon ngắn được hấp thụ theo đường máu). Các vitamin tan trong dầu cũng được hấp thụ và vận chuyển theo con đường này.

+ Theo con đường máu: Các axit amin, các đường đơn và các vitamin còn lại, muối khoáng và nước sau khi hấp thụ sẽ được vận chuyển theo các mao mạch máu, theo các tĩnh mạch ruột qua gan và tĩnh mạch chủ dưới để về tim, nhờ đó gan đã xử lý và điều chỉnh nồng độ các chất trong máu được ổn định.

d) Quá trình đào thải

Đây là giai đoạn cuối cùng của quá trình tiêu hóa thể hiện ở chỗ những nguyên liệu không được tiêu hóa và không được hấp thụ sẽ bị đào thải ra khỏi ống tiêu hóa ở dạng phân. Phân thường được hình thành trong phần cuối của ruột là ruột già và được tích trữ trong phần cuối của ruột già là trực tràng, và được thải ra ngoài qua hậu môn. Trong phần ruột già, thức ăn không được tiêu hóa sẽ bị biến đổi trở lên rắn hơn nhờ sự hấp thụ lại nước.

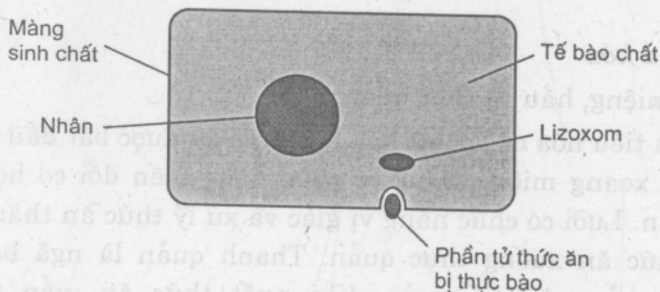
2.1.3. Hệ cơ quan tiêu hóa và hoạt động của cơ quan tiêu hóa

a) Hai hình thức tiêu hóa

Như chúng ta đã biết, động vật thuộc cơ thể dị dưỡng. Chúng tiêu hóa thức ăn chứa các chất hữu cơ phức tạp (cacbohydrat, lipit, protein, axit nucleic) nhờ các enzym do các tế bào của chúng tiết ra. Để tránh cho sự phân giải các chất hữu cơ của bản thân, quá trình tiêu hóa (chủ yếu là quá trình biến đổi hóa học) ở động vật thường diễn ra trong những xoang riêng biệt tạo nên hệ tiêu hóa của cơ thể. Có 2 hình thức tiêu hóa là: tiêu hóa nội bào và tiêu hóa ngoại bào.

– Tiêu hóa nội bào:

Tiêu hóa nội bào là sự phân giải các chất hữu cơ xảy ra trong tế bào trong những xoang riêng biệt gọi là *lizoxom*. Nhiều tế bào có khả năng thu nhận các phần tử hữu cơ thông qua hiện tượng thực bào, hoặc uống bào để tạo thành các thể thực bào và thể uống bào. Các thể thực bào và thể uống bào bị hòa hợp với lizoxom và bị phân giải bởi các enzym thủy phân có trong lizoxom. Động vật đơn bào, một số động vật đa bào đơn giản (*ví dụ* như hải miên) tiêu hóa thức ăn bằng phương thức tiêu hóa nội bào (hình 2.2).

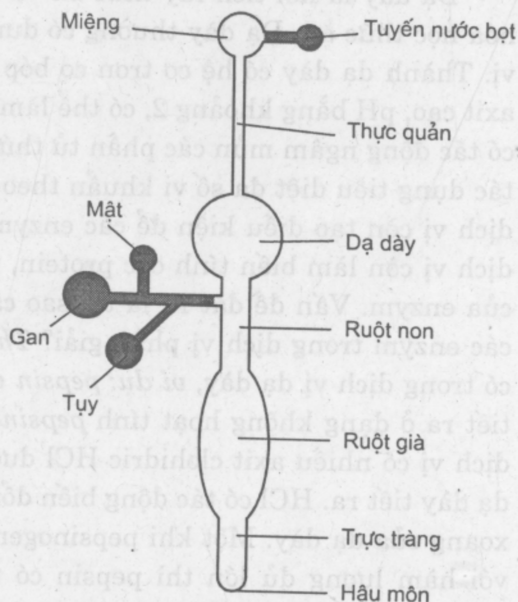


Hình 2.2. **Tiêu hóa nội bào nhờ lizoxom ở tế bào động vật**

– Tiêu hóa ngoại bào:

Đối với đa số động vật đa bào, ngoài hình thức tiêu hóa nội bào còn có hình thức tiêu hóa ngoại bào. Đó là hình thức biến đổi thức ăn ở ngoài tế bào trong những xoang riêng biệt tạo thành hệ tiêu hóa. Nhờ có hình thức tiêu hóa ngoại bào trong ống tiêu hóa riêng biệt, cơ thể mới có thể tiêu hóa được các thức ăn lớn.

Ống tiêu hóa có thể được cấu tạo đơn giản gồm một xoang với đầu vào và ra chung nhau được gọi là *xoang tuần hoàn tiêu hóa*, có chức năng vừa tiêu hóa thức ăn, vừa phân phối chất dinh dưỡng cho toàn bộ cơ thể. *Ví dụ*, ruột khoang (thủy tức) có xoang tuần hoàn tiêu hóa như vậy. Xoang được lót bởi các tế bào tuyến có khả năng tiết ra enzym để tiêu hóa thức ăn, các tế bào có roi có khả năng thực bào. Các bóng thực bào sẽ được tiêu hóa bằng hình thức tiêu hóa nội bào. Các vật liệu dư thừa được thải ra ngoài qua lỗ chung. Nhiều loài giun dẹt cũng tiêu



Hình 2.3. **Sơ đồ ống tiêu hóa và các tuyến tiêu hóa ở người**

hóa bằng xoang tiêu hóa tuần hoàn. Đa số động vật như giun tròn, giun đốt, nhuyễn thể, da gai và dây sống đều có ống tiêu hóa phức tạp gồm nhiều phần, *ví dụ*: động vật có vú có hệ tiêu hóa gồm có ống tiêu hóa phân thành các phần như miệng, thực quản, dạ dày, ruột non, ruột già, hậu môn và các tuyến tiêu hóa như tuyến nước bọt, túi mật, tuyến gan, tuyến tụy (hình 2.3).

Chúng ta xem xét chức năng của ống tiêu hóa và các tuyến tiêu hóa của người.

b) Ống tiêu hóa

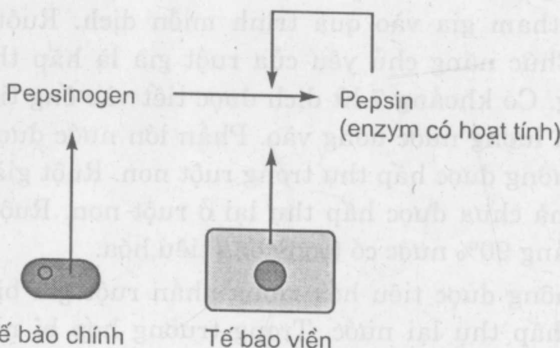
– Xoang miệng, hầu và thực quản:

Quá trình tiêu hóa cơ học và hóa học thức ăn được bắt đầu trong xoang miệng. Trong xoang miệng, răng có chức năng biến đổi cơ học cắt, nhai, nghiền thức ăn. Lưỡi có chức năng vị giác và xử lý thức ăn thành viên thức ăn và đẩy thức ăn xuống thực quản. Thanh quản là ngã ba nối xoang miệng, thực quản và phế quản. Khi nuốt thức ăn, nắp thanh quản (epiglottis) đóng, khí quản và thức ăn chỉ có thể xuống thực quản. Thức ăn sẽ được chuyển xuống dạ dày nhờ sự co rút nhu động của cơ trơn có trong thực quản. Trong xoang miệng, thức ăn được tiêu hóa hóa học nhờ các enzym do tuyến nước bọt tiết ra.

– Dạ dày:

Dạ dày là nơi tích lũy thức ăn và tiếp tục quá trình biến đổi cơ học và hóa học thức ăn. Dạ dày thường có dung tích rất lớn, chứa thức ăn và dịch vị. Thành dạ dày có hệ cơ trơn co bóp để nhào trộn thức ăn. Dịch vị có độ axit cao, pH bằng khoảng 2, có thể làm tiêu đinh sắt. Do đó, axit của dịch vị có tác động ngâm mủn các phần tử thức ăn thô rắn. Ngoài ra, độ axit còn có tác dụng tiêu diệt đa số vi khuẩn theo thức ăn vào dạ dày. Độ pH thấp của dịch vị còn tạo điều kiện để các enzym dịch vị hoạt động. Độ pH thấp của dịch vị còn làm biến tính các protein, tạo điều kiện dễ dàng cho sự xúc tác của enzym. Vấn đề đặt ra là tại sao các tế bào của thành dạ dày không bị các enzym trong dịch vị phân giải? *Thứ nhất*, các enzym phân giải protein có trong dịch vị dạ dày, *ví dụ: pepsin* do các *tế bào chính* của thành dạ dày tiết ra ở dạng không hoạt tính *pepsinogen*. Độ axit của dịch vị là do trong dịch vị có nhiều axit clohidric HCl được các *tế bào viền* của biểu mô thành dạ dày tiết ra. HCl có tác động biến đổi pepsinogen thành pepsin chỉ ở trong xoang của dạ dày. Một khi pepsinogen đã được axit hoạt hóa thành pepsin với hàm lượng đủ lớn thì pepsin có tác dụng ức chế quá trình hoạt hóa pepsinogen (mối liên hệ ngược âm) (hình 2.4). *Thứ hai*, thành dạ dày được lót bởi một lớp chất nhầy (mucus) do các *tế bào tuyến nhầy* của thành dạ dày tiết ra có tác dụng bảo vệ. Hơn nữa, các tế bào biểu mô của thành dạ

dày luôn bị bong đi và thay thế bằng sự tăng sinh tế bào. Lớp tế bào biểu mô thành dạ dày được thay thế mới trong vòng 3 ngày. Các tế bào tuyến của biểu mô dạ dày còn tiết ra hoocmon *gastrin* có tác động kích thích tiết dịch vị của dạ dày.



***Hình 2.4.* Sơ đồ hoạt hóa pepsinogen thành pepsin**

Loét và ung thư dạ dày thường xảy ra ở lớp biểu mô dạ dày và chủ yếu do vi khuẩn *Helicobacter pylori* chống chịu được độ axit của dịch vị. Khi được chữa trị bằng kháng sinh, tình trạng loét và ung thư dạ dày có thể còn xấu hơn nếu như pepsin và axit tiêu hủy lớp biểu mô dạ dày nhanh hơn sự tăng sinh của biểu mô.

Sau khi bị biến đổi cơ học và hóa học, thức ăn trong dạ dày biến đổi thành dịch dinh dưỡng (nhũ chấp) có tính axit. Bình thường dạ dày được đóng kín cả phía trên (cơ thắt tâm vị) và phía dưới (cơ thắt môn vị). Khi có những viên thức ăn vào dạ dày, lỗ trên của dạ dày được mở ra khi thức ăn đi xuống. Trong trường hợp dịch dinh dưỡng trong dạ dày trào lên thực quản sẽ gây nên hiện tượng *"ợ nóng"*. Nếu hiện tượng này xảy ra thường xuyên và kéo dài có thể dẫn đến phát triển khối u ở thực quản. Khi lỗ dưới dạ dày mở, dịch dinh dưỡng từ dạ dày sẽ được vận chuyển vào ruột non. Thức ăn được tiêu hóa hết trong dạ dày sau khi ăn từ khoảng 2 đến 6 giờ.

– Ruột non:

Ruột non ở người có độ dài khoảng 6 mét và là phần ống tiêu hóa dài nhất và có đường kính bé hơn so với ruột già. Trong ruột non, đa số thức ăn được tiêu hóa hóa học nhờ enzym và được hấp thụ vào máu và bạch huyết. Trong thành ruột non có hệ thống cơ trơn, khi co bóp tạo nhu động ruột có tác động di chuyển thức ăn xuống phía dưới. Phần đầu của ruột non là *tá tràng*, là nơi tiêu hóa quan trọng nhất vì ở đó có đổ vào ống tụy và ống mật. Đa số chất dinh dưỡng như axit amin, đường đơn, axit béo,... và phần lớn nước được hấp thụ qua ruột non.

– Ruột già:

Ruột già (colon) là phần ống tiêu hóa tiếp theo ruột non. Ruột già có một nhánh nhô ra được gọi là manh tràng (cecum). So với các động vật khác, manh tràng ở người tương đối bé, bằng ngón tay, được gọi là ruột tịt (appendix) không có chức năng tiêu hóa. Tuy nhiên, các mô limpho trong ruột tịt có thể tham gia vào quá trình miễn dịch. Ruột già ở người dài khoảng 1,5m. Chức năng chủ yếu của ruột già là hấp thụ lại nước trong dịch dinh dưỡng. Có khoảng 7 lít dịch được tiết vào ống tiêu hóa trong một ngày, nhiều hơn lượng nước uống vào. Phần lớn nước được hấp thụ lại khi các chất dinh dưỡng được hấp thụ trong ruột non. Ruột già tiếp tục hấp thụ lại phần nước mà chưa được hấp thụ lại ở ruột non. Ruột non và ruột già hấp thụ lại khoảng 90% nước có trong ống tiêu hóa.

Thức ăn không được tiêu hóa trong phần ruột già bị biến đổi, trở lên rắn hơn do sự hấp thụ lại nước. Trong trường hợp bị nhiễm khuẩn hoặc virut, nước không được hấp thụ lại bởi cơ thể. Đó là nguyên nhân của tình trạng ỉa chảy. Trái lại, hiện tượng táo bón là khi phân di chuyển trong ruột già quá chậm và nước bị hấp thụ lại quá nhiều, do đó phân bị đóng cục. Trong phần ruột già có nhiều vi khuẩn có hại sinh sống. Một trong những loại vi khuẩn phổ biến sống trong ruột già của người là *E.coli*. Sự hiện diện của *E.coli* trong các nguồn nước ô nhiễm là một chỉ tiêu đánh giá mức độ ô nhiễm của nguồn nước. Các vi khuẩn sống trong ruột nhờ các chất hữu cơ sẵn có. Các khí kể cả khí metan (CH_4) và hydro sunphua (H_2S) có trong ruột già là sản phẩm chuyển hóa của vi khuẩn. Một số vi khuẩn trong ruột già sản sinh ra vitamin như biotin, axit folic, vitamin K và một số vitamin B. Cơ thể hấp thu những vitamin này vào máu, đó cũng là nguồn bổ sung vitamin cho cơ thể. Phân chứa vi khuẩn cũng như xenluloz và những vật liệu khác chưa bị tiêu hóa. Mặc dù các sợi xenluloz không có giá trị về năng lượng đối với cơ thể chúng ta, nhưng sự có mặt của chúng trong bữa ăn đã giúp cho sự vận chuyển thức ăn qua ống tiêu hóa một cách dễ dàng hơn và trong nhiều trường hợp giúp ngăn chặn phát triển khối u ở ruột già.

c) Tuyến tiêu hóa

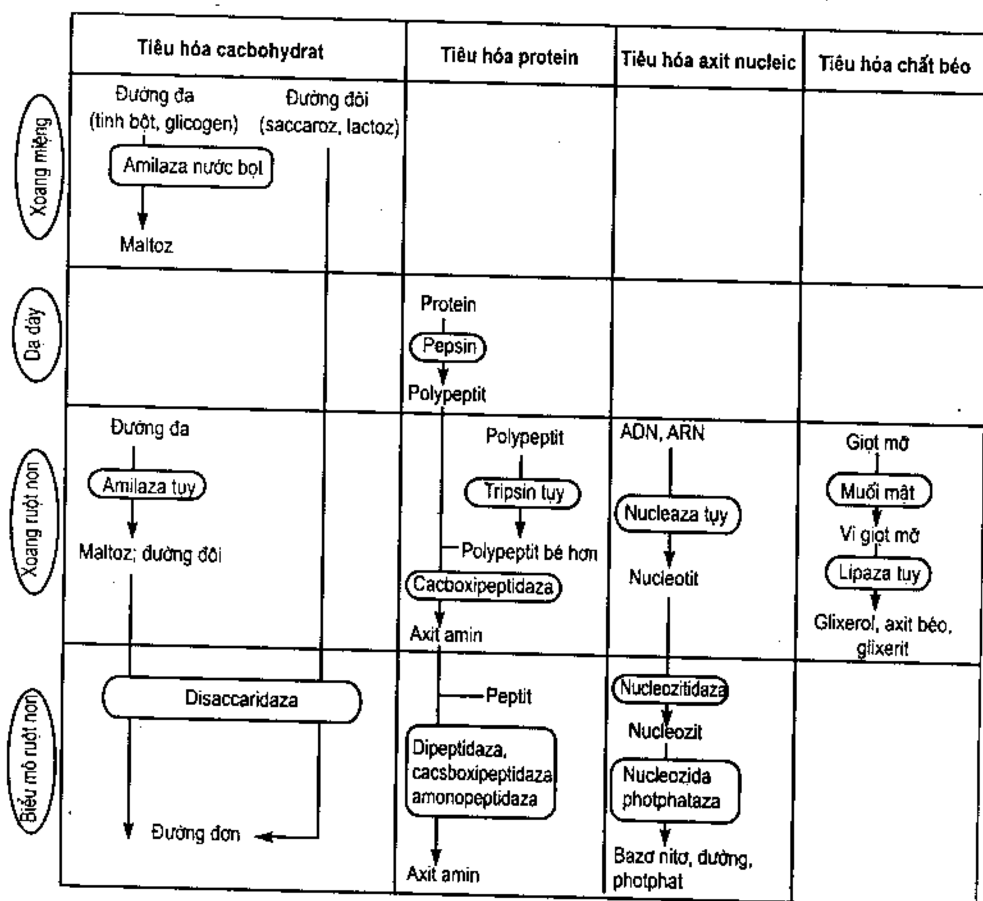
– Tuyến nước bọt:

Sự có mặt của thức ăn trong xoang miệng gây kích thích tuyến nước bọt tiết ra nước bọt. Tuy nhiên, trước khi ăn nước bọt được tiết ra do nhiều kích thích khác nhau như mùi, vị thức ăn. Hàng ngày tuyến nước bọt của người tiết ra hơn 1 lít nước bọt. Nước bọt là chất dịch có chứa glicoprotein gọi là *mucin*, có tác dụng bảo vệ niêm mạc xoang miệng không bị sây sát và làm nhuyễn và bôi trơn các viên thức ăn cho dễ nuốt. Nước bọt còn chứa các dung dịch đệm để trung hòa độ axit trong miệng nên có tác dụng bảo vệ răng. Nước bọt còn chứa *lizozim* có tác dụng kháng khuẩn theo thức ăn vào miệng.

Chức năng quan trọng của nước bọt là thủy phân tinh bột (từ thức ăn thực vật) và glicogen (từ thức ăn động vật) nhờ enzym *amilaza* (còn gọi là ptialin). Dưới tác động của amilaza, các đường phức tạp được chuyển hóa thành đường đôi maltoz.

– Tuyến tụy:

Tuyến tụy là tuyến tiêu hóa rất quan trọng vì chúng sản sinh bicacbonat và một số enzym thủy phân. Bicacbonat tác động như một chất đệm làm trung hòa độ axit của dịch dinh dưỡng từ dạ dày đến. Các enzym do tụy tiết ra gồm có các *proteaza* (thủy phân protein), *amilaza* (thủy phân chất đường), *lipaza* (thủy phân chất béo), *nucleaza* (thủy phân axit nucleic) (hình 2.5). Các enzym được tiết vào phần tá tràng của ruột non ở dạng không có hoạt tính - *ví dụ* như *kimotripsin* là proteaza chưa có hoạt tính. Sau khi được tiết vào xoang tá tràng, kimotripsin được biến thành dạng hoạt tính là *tripsin*.



Hình 2.5. **Sơ đồ biến đổi hóa học trong hệ tiêu hóa người nhờ enzym**

– Gan và mật:

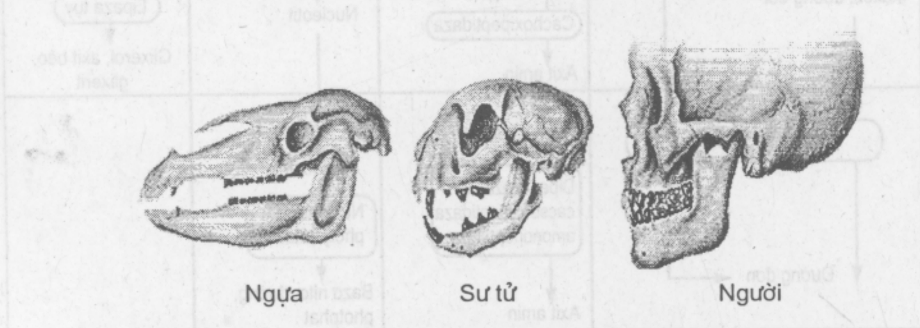
Gan có nhiều chức năng khác nhau đối với cơ thể. Chức năng tiêu hóa của gan thể hiện ở chỗ: gan sản sinh ra mật (là một hỗn hợp nhiều chất được tich lũy trong túi mật) sau đó theo ống mật tiết vào tá tràng. Mật không chứa enzym tiêu hóa nhưng chứa muối mật (là một loại steroit được sản sinh ở gan từ colesteron) có tác động làm nhũ tương hóa mỡ, biến đổi những giọt mỡ lớn thành những vi giọt mỡ rất nhỏ (có đường kính chỉ 1µm) tạo thuận lợi cho tác động của enzym lipaza tiêu hóa chất béo, biến chúng thành glixerol và axit béo hấp thụ được qua ruột. Mật còn chứa các sắc tố là sản phẩm của sự phân hủy hồng cầu trong gan. Những sắc tố mật sẽ bị đào thải cùng với phân. Sỏi mật là do ống mật và túi mật tích lũy quá nhiều colesteron và canxi.

2.1.4. Tiến hóa thích nghi của hệ tiêu hóa. Dinh dưỡng và tiêu hóa ở động vật ăn cỏ

Thành phần chủ yếu trong thức ăn của động vật ăn cỏ là xenluloz, thành phần chất đạm và chất béo tương đối ít. Nói chung, hàm lượng chất dinh dưỡng trong thức ăn thực vật là ít nên lượng thức ăn cần cung cấp phải đủ nhiều, do đó nơi chứa thức ăn phải đủ lớn và ruột phải đủ dài để bảo đảm cho quá trình tiêu hóa và hấp thu thuận lợi hơn, nhằm cung cấp đủ chất dinh dưỡng cho nhu cầu của cơ thể.

a) Biến đổi cơ học

Cơ quan nghiền thức ăn ở động vật ăn cỏ chủ yếu là hàm răng có bề mặt nghiền rộng và nhiều nếp men răng cứng. Cấu tạo của răng thay đổi tùy loài động vật và thích nghi với loại thức ăn. Đối với động vật ăn thịt các răng sắc nhọn có tác dụng cắn xé. Đối với động vật ăn cỏ thì răng có hình bàn cối để xay nghiền, đối với động vật ăn tạp vừa có răng sắc nhọn và răng nghiền (hình 2.6). Đối với động vật không có răng thì tiêu hóa cơ học xảy ra trong dạ dày cơ chắc và khỏe như ở chim (gà vịt thường ăn thêm sạn đá để tăng sức nghiền thức ăn).



***Hình 2.6.* Hàm răng ở động vật ăn cỏ (ngựa), động vật ăn thịt (sư tử), và động vật ăn tạp (người)**

Quá trình biến đổi làm mềm thức ăn còn được thực hiện trong xoang miệng và dạ dày.

– *Đối với động vật nhai lại* có dạ dày phức tạp như trâu, bò, hươu, nai, cừu,... lúc ăn chúng chỉ nhai qua loa rồi nuốt ngay, tranh thủ lấy được nhiều thức ăn, sau đó mới "ợ lên" nhai kỹ lại lúc nghỉ ngơi ở một chốn an toàn.

– *Đối với động vật có dạ dày đơn* như ngựa và động vật gặm nhấm (thỏ, chuột), chúng nhai kỹ hơn động vật nhai lại.

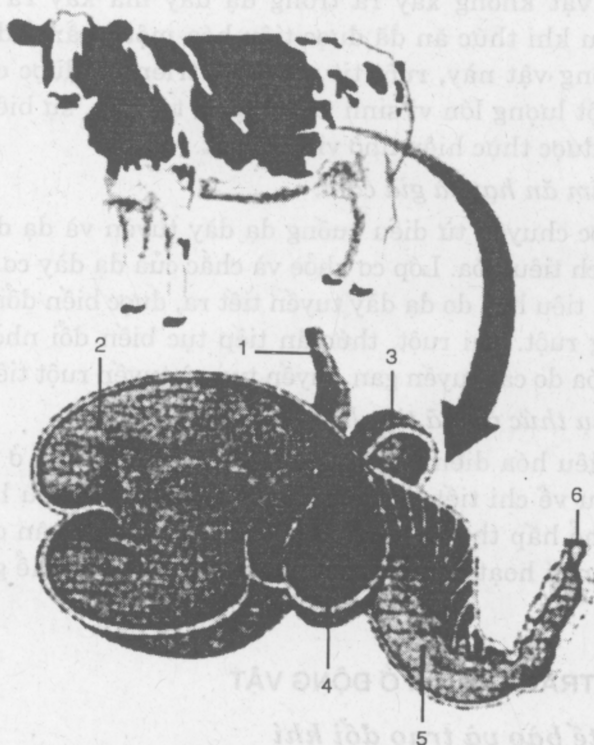
– *Đối với các loài chim ăn hạt,* không có răng mà có mỏ dùng để mổ hạt và nuốt ngay,ních thức ăn đầy diều để tiêu hóa dần. Trong diều không có dịch tiêu hóa mà có dịch nhầy để làm trơn và mềm thức ăn giúp cho sự tiêu hóa dễ dàng hơn ở phần sau của ống tiêu hóa.

b) Biến đổi hóa học và biến đổi sinh học

Thức ăn chỉ được lưu lại một thời gian ngắn trong miệng rồi được chuyển xuống dạ dày, ruột. Tại đây, thức ăn được biến đổi cả về mặt cơ học, hóa học và đặc biệt còn chịu sự *biến đổi sinh học.*

– *Đối với động vật nhai lại:*

Dạ dày của động vật nhai lại được chia làm 4 ngăn là dạ cỏ, dạ tổ ong, dạ lá sách và dạ múi khế (dạ dày chính thức) (hình 2.7).



***Hình 2.7.* Dạ dày của bò**

1. Thực quản; 2. Dạ cỏ; 3. Dạ tổ ong; 4. Dạ lá sách; 5. Dạ múi khế; 6. Môn vị.

Thức ăn như cỏ, thân ngô hoặc rơm rạ được thu nhận và nhai qua loa rồi nuốt vào dạ cỏ là ngăn lớn nhất ($150dm^3$ ở bò). Tại đây, thức ăn được nhào trộn với nước bọt. Khi dạ cỏ đã đầy thức ăn, con vật ngừng ăn và từng búi thức ăn được ợ lên miệng để nhai kỹ lại (nhai lại). Đây là quá trình biến đổi cơ học chủ yếu và quan trọng đối với thức ăn xenluloz. Chính thời gian thức ăn lưu lại tại dạ cỏ đã tạo điều kiện cho hệ vi sinh vật ở đây phát triển mạnh, gây nên sự biến đổi sinh học đối với thức ăn giàu xenluloz.

Thức ăn sau khi đã được nhai kỹ với lượng nước bọt tiết ra sẽ được nuốt vào dạ dày cùng với một lượng lớn vi sinh vật qua dạ tổ ong đến dạ lá sách để hấp thụ bớt nước và sau đó chuyển sang dạ múi khế. Tại đây, thức ăn cùng với vi sinh vật chịu tác động của HCl và các enzym trong dịch vị. Chính vi sinh vật là nguồn cung cấp phần lớn protein cho nhu cầu của cơ thể vật chủ.

Như vậy, quá trình tiêu hóa ở dạ dày của động vật nhai lại được bắt đầu bằng quá trình biến đổi cơ học, biến đổi sinh học, tiếp đó là quá trình biến đổi hóa học diễn ra ở dạ múi khế và ruột, tương tự như ở các động vật khác.

– Đối với các động vật có dạ dày đơn như ngựa, thỏ,... quá trình biến đổi nhờ vi sinh vật không xảy ra trong dạ dày mà xảy ra trong ruột tịt (manh tràng) sau khi thức ăn đã được tiêu hóa một phần ở dạ dày và ruột. Đối với nhóm động vật này, ruột tịt rất phát triển và được coi như dạ dày thứ hai, chứa một lượng lớn vi sinh vật. Chính tại đây, sự biến đổi sinh học đối với xenluloz được thực hiện nhờ vi sinh vật.

– Đối với chim ăn hạt và gia cầm:

Thức ăn được chuyển từ diều xuống dạ dày tuyến và dạ dày cơ (mề). Dạ dày tuyến tiết dịch tiêu hóa. Lớp cơ khỏe và chắc của dạ dày cơ nghiền nát các hạt và thấm dịch tiêu hóa do dạ dày tuyến tiết ra, được biến đổi một phần; sau đó chuyển xuống ruột. Tại ruột, thức ăn tiếp tục biến đổi nhờ các enzym có trong dịch tiêu hóa do các tuyến gan, tuyến tụy và tuyến ruột tiết ra.

c) Sự hấp thụ thức ăn đã tiêu hóa

Quá trình tiêu hóa diễn ra trong các cơ quan tiêu hóa ở động vật ăn cỏ có thể khác nhau về chi tiết, song sản phẩm cuối cùng đều là các chất hữu cơ đơn giản có thể hấp thụ qua màng ruột, sau đó được vận chuyển đến các tế bào, bảo đảm mọi hoạt động sống và phát triển của cơ thể giống như ở các động vật khác.

2.2. HÔ HẤP VÀ TRAO ĐỔI KHÍ Ở ĐỘNG VẬT

2.2.1. Hô hấp tế bào và trao đổi khí

a) Hô hấp tế bào

Hô hấp tế bào là quá trình chuyển hóa năng lượng tích trong chất hữu

cơ thành năng lượng tích trong phân tử ATP là dạng năng lượng cung cấp cho tất cả các hoạt động sống của tế bào và cơ thể. Sự hô hấp tế bào xảy ra trong ty thể của tế bào động vật cần được cung cấp O_2, và sản phẩm cuối cùng của quá trình hô hấp là CO_2 cần được đào thải. Quá trình thu nhận O_2 từ môi trường ngoài và đào thải CO_2 ra khỏi cơ thể được gọi là sự trao đổi khí hay là sự hô hấp ngoài.

b) Sự trao đổi khí

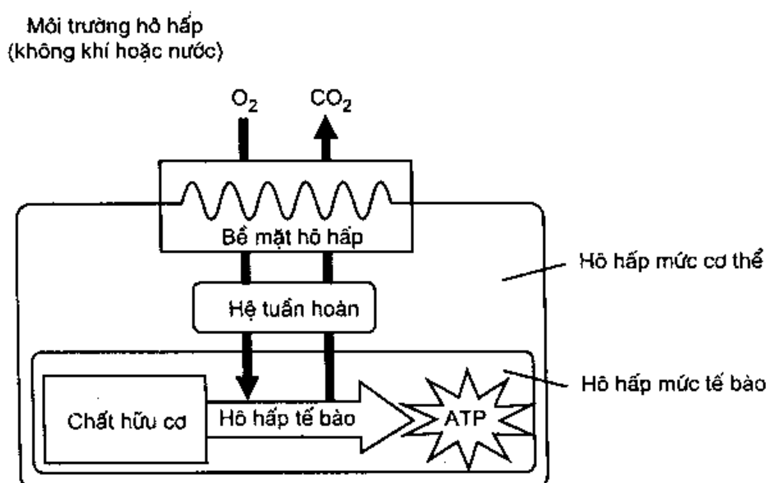
Đối với động vật đơn bào và động vật đa bào đơn giản, sự trao đổi khí (thu nhận O_2 và đào thải CO_2) được thực hiện nhờ quá trình khuếch tán qua màng sinh chất của tế bào.

Đối với động vật đa bào phức tạp, các tế bào của cơ thể không thể lấy O_2 và đào thải CO_2 trực tiếp từ môi trường, mà phải thông qua một hệ thống cơ quan hô hấp đã được chuyên hóa tùy mức độ tổ chức của cơ thể.

Nguồn oxy cung cấp cho cơ thể là oxy có trong không khí đối với động vật ở cạn và oxy hòa tan trong nước đối với động vật ở nước. Oxy có trong không khí với hàm lượng khoảng 21%. Đại dương, ao hồ, sông ngòi hòa tan lượng oxy ít hơn nhiều (ít hơn khoảng 30 lần). Sự trao đổi khí được thực hiện trên bề mặt hô hấp của cơ quan hô hấp thông qua sự khuếch tán.

Hiệu suất khuếch tán tỷ lệ thuận với bề mặt hô hấp và tỷ lệ nghịch với bình phương quãng đường đi của các phân tử khí tới bề mặt hô hấp. Kết quả là bề mặt hô hấp thường mỏng và có bề mặt trao đổi lớn để tăng hiệu suất trao đổi khí tối đa. Hơn nữa, tất cả tế bào sống của cơ thể phải được tắm mình trong môi trường nước để duy trì sự hoạt động của màng sinh chất của chúng. Như vậy, bề mặt hô hấp của động vật ở cạn cũng như ở nước đều phải luôn ẩm để O_2 và CO_2 trước khi khuếch tán qua bề mặt hô hấp phải được hòa tan trong nước. Cấu trúc của bề mặt hô hấp tùy thuộc chủ yếu vào kích thước của cơ thể và tùy thuộc vào môi trường sống của chúng ở nước hay ở cạn, nhưng cũng còn tùy thuộc vào nhu cầu trao đổi chất của cơ thể. *Ví dụ*, động vật đẳng nhiệt thường có bề mặt hô hấp lớn hơn so với động vật biến nhiệt cùng kích cỡ.

Sự trao đổi khí có thể được thực hiện trên toàn bộ bề mặt cơ thể như ở các động vật đơn bào hay các động vật đa bào đơn giản như hải miên, ruột khoang, giun dẹt. Đối với đa số động vật, bề mặt cơ thể không tiếp xúc với môi trường hô hấp thì bề mặt hô hấp là lớp biểu mô ẩm, mỏng lót cơ quan hô hấp ngăn cách môi trường hô hấp với máu của hệ tuần hoàn có chức năng vận chuyển khí cho cơ thể (hình 2.8).



***Hình 2.8.* Sự trao đổi và vận chuyển khí trong quá trình sản sinh năng lượng sinh học**

Một số động vật sử dụng bề mặt da của chúng như là cơ quan hô hấp. *Ví dụ*, giun đất có da ẩm và sự trao đổi khí xảy ra nhờ hiện tượng khuếch tán qua bề mặt da. Ngay dưới bề mặt da của giun đất có mạng lưới mao mạch dày đặc. Bởi vì bề mặt hô hấp luôn được giữ ẩm cho nên giun đất cũng như một số động vật khác thở bằng da (lưỡng cư) có thể sống được trong nước và những nơi ẩm ướt.

Những động vật thở bằng da ẩm thường có kích thước nhỏ và cơ thể chúng thường dài hoặc dẹp để tăng bề mặt hô hấp so với khối lượng cơ thể. Đối với đa số động vật có cơ quan hô hấp, thì bề mặt hô hấp thường có cấu tạo gấp nếp và phân nhánh để tăng bề mặt trao đổi khí. Ba dạng cơ quan hô hấp thường gặp ở đa số động vật là *mang* (động vật ở nước), *ống khí* và *phổi* (động vật ở cạn).

2.2.2. Trao đổi khí ở động vật ở nước

Mang là phần bề mặt cơ thể được gấp nếp và treo lơ lửng trong nước. Đối với một số động vật không xương sống như sao biển, mang của chúng có cấu tạo đơn giản và được phân bố gần như trên khắp cơ thể. Nhiều loài giun đốt có mang giống hình củ nhô ra từ mỗi đốt của cơ thể hoặc một đám lông dài, hình lông vũ ở phần đầu hoặc đuôi. Mang của các loài nhuyễn thể, giáp xác cũng như các động vật khác thường có ở vị trí nhất định của cơ thể. Tổng diện tích bề mặt hô hấp của mang thường lớn hơn diện tích bề mặt cơ thể của chúng.

Nước là môi trường hô hấp vừa thuận lợi vừa bất lợi. Bề mặt hô hấp luôn luôn được giữ ẩm, tuy nhiên, nồng độ O_2 trong nước thấp, nước có muối

và nóng hơn nên lượng O_2 hòa tan ít hơn (Nước trong môi trường nước mặn hay nước ngọt đều chỉ chứa khoảng 4 - 8ml O_2 hòa tan). Do đó, mang phải có nhiều thích nghi để thu nhận đủ O_2 cần thiết. Một trong những quá trình giúp mang thu nhận nhiều O_2 là sự thông khí, làm tăng cường dòng nước trên bề mặt hô hấp. Nếu không có sự thông khí, ở quanh mang có thể xuất hiện vùng có nồng độ O_2 thấp và nồng độ CO_2 cao, làm giảm hiệu suất trao đổi khí của mang. Tôm có phần phụ giống mái chèo có tác dụng tạo nên dòng nước chảy qua mang. Mang cá được thông khí bởi dòng nước đi vào từ miệng, qua khe hở ở thanh quản, chảy qua mang, và ra khỏi cơ thể. Do nước là môi trường đặc hơn so với không khí và có chứa ít O_2, cho nên đa số cá phải tiêu phí nhiều năng lượng để thông khí ở mang.

Sự phân bố mao mạch trong mang cá làm tăng cường sự trao đổi khí và giảm tiêu phí năng lượng cho sự thông khí. Dòng máu trong mao mạch đi theo hướng ngược với dòng nước qua mang, cũng làm tăng hiệu suất trao đổi khí.

Mang không thích hợp đối với động vật ở cạn. Bề mặt hô hấp rộng và ẩm khi tiếp xúc với không khí ở trên cạn, sẽ bị mất nước do bốc hơi, mang sẽ xẹp thành sợi mảnh và nếu không được giữ trong nước lâu dài thì chúng sẽ dính lại với nhau không thể trao đổi khí được. Vì vậy đa số động vật ở cạn che dấu bề mặt hô hấp của chúng vào trong cơ thể và chỉ mở ra không khí qua các ống hẹp.

2.2.3. Trao đổi khí ở động vật ở cạn

Không khí là môi trường hô hấp thuận lợi hơn so với nước vì có hàm lượng oxy cao (khoảng 210ml O_2/lít không khí). Hơn nữa, O_2 và CO_2 khuếch tán trong không khí nhanh hơn trong nước, bề mặt hô hấp trải rộng ra trong không khí không cần thiết phải có sự thông khí. Như vậy, cơ thể sẽ thu nhận được nhiều O_2 và thải nhiều CO_2 qua bề mặt hô hấp. Đối với động vật ở cạn khi thông khí thì tiêu phí năng lượng ít hơn vì không khí nhẹ hơn, dễ chuyển động hơn so với trong nước và thể tích không khí cần đưa vào cơ thể chứa lượng O_2 tương đương là ít hơn so với thể tích nước. Nhưng cùng với sự thuận lợi kể trên sẽ xuất hiện vấn đề: bề mặt hô hấp lớn và ẩm thì thường xuyên bị mất nước vào không khí do sự bốc hơi nước. Sự mất nước giảm đi do bề mặt hô hấp gấp nếp nhiều lần trong cơ thể. Cơ quan hô hấp của hầu hết các động vật ở cạn thường gặp nhất là *phổi*, còn đối với côn trùng thì cơ quan hô hấp là hệ *ống khí*.

a) Hệ thống ống khí ở côn trùng

Hệ ống khí của côn trùng gồm nhiều ống khí nhỏ phân bố khắp cơ thể, do đó làm tăng cao bề mặt hô hấp. Ống khí lớn nhất được gọi là khí quản,

mở ra ngoài cơ thể. Còn các ống khí nhỏ nhất thì phân bố quanh các tế bào, tại đây khí được trao đổi nhờ khuếch tán qua biểu mô ẩm lót ở phần cuối của hệ ống khí. Bởi vì cơ thể côn trùng có những tế bào ở gần môi trường hô hấp, trực tiếp trao đổi khí nên ở côn trùng hệ tuần hoàn không tham gia vào quá trình trao đổi khí.

Đối với côn trùng nhỏ, sự khuếch tán qua ống khí giúp hấp thu đủ lượng O_2 và thải loại CO_2 để hỗ trợ cho hô hấp tế bào. Những côn trùng lớn có nhu cầu năng lượng nhiều hơn thường thông khí qua hệ thống ống khí theo các nhịp điệu vận động của cơ thể làm các ống khí phồng lên và dẹp xuống giống như cái ống thổi. Côn trùng khi đang bay có tốc độ trao đổi chất rất cao, tiêu thụ lượng O_2 gấp 10 - 200 lần nhiều hơn so với khi nó không bay. Đối với những côn trùng bay, sự co và duỗi cơ xen kẽ làm cho cơ thể côn trùng dẹp và dài ra, do đó làm cho không khí bị bơm nhanh qua hệ thống ống khí. Các tế bào cơ của côn trùng bay chứa nhiều ty thể để hỗ trợ cho quá trình trao đổi chất với tốc độ cao, và các ống khí sẽ cung cấp một lượng O_2 rất lớn cho sự hô hấp tế bào trong các ty thể.

b) Phổi ở động vật ở cạn

Không giống hệ thống ống khí phân nhánh khắp cơ thể côn trùng, phổi trong cơ thể các động vật ở cạn thường định vị ở một phần của cơ thể. Do bề mặt phổi không tiếp xúc trực tiếp với tất cả các mô và cơ quan trong cơ thể, mà gián tiếp tiếp xúc với các mô và cơ quan thông qua hệ tuần hoàn có chức năng vận chuyển khí từ phổi đến các mô và cơ quan của cơ thể. Phổi có một hệ thống dày đặc các mao mạch nằm phía dưới lớp biểu mô phổi, có chức năng trao đổi khí giữa phổi và máu. Các động vật hô hấp bằng phổi gồm có nhện, ốc sên cạn và các động vật có xương sống.

Trong các động vật có xương sống, lưỡng cư có phổi tương đối nhỏ nên bề mặt hô hấp không lớn (có những lưỡng cư không hô hấp bằng phổi), hô hấp phụ thuộc chủ yếu vào sự khuếch tán qua các bề mặt trao đổi khí khác. *Ví dụ,* da ếch bổ sung cho quá trình trao đổi khí qua phổi. Ngược lại, phần lớn bò sát (và chim) và các động vật có vú chủ yếu trao đổi khí qua phổi. Sự lưu thông khí qua phổi là nhờ cơ hô hấp (cơ liên sườn và cơ hoành) co giãn làm thay đổi thể tích của khoang thân. Đối với chim, phổi nằm dính sát vào hốc sườn, không thể thay đổi thể tích theo sự thay đổi thể tích của khoang thân, thì sự thông khí ở phổi được thực hiện nhờ sự co giãn của hệ thống túi khí thông với phổi. Khi chim bay, theo sự co giãn của cơ sườn làm túi khí phồng và xẹp giúp cho không khí lưu thông qua các ống khí ở phổi diễn ra liên tục theo một chiều nhất định, kể cả lúc hít vào lẫn khi thở ra, bảo đảm cho không khí không đọng lại trong phổi. Rùa biển là một ngoại lệ; ngoài hô hấp bằng phổi, chúng còn trao đổi khí qua bề mặt biểu mô ẩm ở miệng và hậu môn.

Một số ít các động vật có xương sống ở nước có phổi và hô hấp không khí (*ví dụ* như cá phổi), đó là những thích nghi trong môi trường nước có hàm lượng O_2 thấp, hoặc là sự đáp ứng của những động vật có thời gian sống trên cạn, tiếp xúc với không khí (*ví dụ* khi nước trong ao hồ bị cạn).

Tóm lại, kích thước và sự phức tạp của phổi có liên quan đến tốc độ trao đổi chất của động vật (và do đó tốc độ trao đổi khí của động vật đó cũng thay đổi). *Ví dụ*, phổi của động vật đẳng nhiệt có bề mặt trao đổi khí lớn hơn so với phổi của các động vật biến nhiệt có cùng kích thước.

2.2.4. Sự vận chuyển O_2 và CO_2 trong cơ thể

a) Sắc tố hô hấp

Độ hòa tan thấp của O_2 trong máu là một vấn đề khó khăn cho sự vận chuyển khí O_2 trong hệ tuần hoàn của động vật. Giả sử tất cả O_2 vào trong cơ thể chúng ta được hòa tan trong máu, và khi tập thể dục với cường độ cao, một người cần phải tiêu thụ gần 2 lít O_2/phút và toàn bộ O_2 được chuyên chở từ phổi đến mô đều qua dòng máu. Nhưng trong điều kiện nhiệt độ và áp suất bình thường của cơ thể thì chỉ có 4,5ml O_2 hòa tan trong 1 lít máu. Nếu 80% O_2 là hòa tan trong máu được chuyên chở đến các mô thì tim phải bơm 555 lít máu trong một phút, điều này không thể thực hiện được. Thực tế, đa số O_2 được vận chuyển bằng cách liên kết O_2 với một loại protein được gọi là "*sắc tố hô hấp*". Sắc tố hô hấp thường được tích trữ trong những tế bào đặc biệt và được vận chuyển cùng với dòng máu. Nhờ có sắc tố hô hấp mà lượng O_2 được vận chuyển trong dòng máu tăng cao (khoảng 200ml O_2/1 lít máu ở động vật có vú). Đối với người tập thể dục với cường độ nêu trên cần tiêu thụ O_2 với hiệu suất 80% thì tim họ chỉ cần bơm với tốc độ 12,5 lít máu/phút.

b) Vận chuyển O_2

Có nhiều loại sắc tố hô hấp khác nhau trong cơ thể động vật. *Ví dụ*, sắc tố hô hấp ***hemocyanin*** thường có màu xanh (có ở các loài chân khớp và thân mềm) là protein có chứa đồng, thành phần liên kết với O_2. Sắc tố hô hấp ở đa số động vật có xương sống cũng như nhiều động vật không xương sống là protein ***hemoglobin*** thường có màu đỏ. Đối với động vật có xương sống, hemoglobin được tích chứa trong hồng cầu.

Hemoglobin là protein gồm 4 chuỗi polypeptit (2 chuỗi alpha và 2 chuỗi beta). Mỗi chuỗi liên kết với một nhân ***hem*** có chứa một nguyên tử sắt ở trung tâm của nhân ***hem***. Nguyên tử sắt liên kết với O_2, do đó mỗi phân tử hemoglobin có thể vận chuyển 4 phân tử O_2. Cũng giống như các sắc tố hô hấp khác, hemoglobin liên kết và giải phóng O_2 bằng cách thu nhận O_2 từ mang hoặc phổi và chuyên chở O_2 đến cung cấp cho các mô của cơ thể.

Hiệu suất thu nhận, vận chuyển và cung cấp O_2 tùy thuộc vào áp suất từng phần của CO_2 và O_2 ở phổi và ở mô, và độ pH của máu.

c) Vận chuyển CO_2

Hemoglobin cũng tham gia vào vận chuyển CO_2 trong dòng máu và tham gia tạo tính đệm cho huyết tương, cụ thể là giữ ổn định độ pH máu, để không gây hại cho cơ thể. Chỉ khoảng 7% lượng CO_2 do tế bào thải ra được vận chuyển trong dung dịch huyết tương của máu. Khoảng 23% lượng CO_2 liên kết với các nhóm amin của hemoglobin, còn 70% CO_2 được vận chuyển trong dòng máu ở dạng bicacbonat (HCO_3^-). CO_2 thải ra từ quá trình hô hấp được khuếch tán vào huyết tương của máu, sau đó vào hồng cầu. Trong hồng cầu, đầu tiên, CO_2 phản ứng với nước (được xúc tác bởi enzym cacbonic anhidraza) và tạo nên axit cacbonic (H_2CO_3). Sau đó axit cacbonic phân ly thành ion H^+ và HCO_3^-. Đa số ion H^+ liên kết với hemoglobin và các protein khác để duy trì độ pH ổn định của máu. Lượng HCO_3^- sẽ được khuếch tán vào trong huyết tương và được chuyên chở đến phổi. Khi máu chảy qua phổi, HCO_3^- lại được chuyển hóa thành CO_2 và CO_2 sẽ khuếch tán ra khỏi dòng máu vào không khí trong phổi.

d) Cơ chế thích nghi sử dụng CO_2 ở một số động vật

– Động vật chạy nhanh:

Đối với một số động vật chạy rất nhanh, *ví dụ* linh dương có gạc phân nhánh sống ở đồng cỏ Bắc Mỹ, nơi mà chúng đã cư trú cách đây hơn 4 triệu năm. Loài linh dương này có thể chạy với vận tốc đến 100km/giờ. Mặc dù vận tốc tối đa của chúng không bằng vận tốc tối đa của loài báo gêpa, loài linh dương này có thể duy trì tốc độ chạy của nó khá lâu và chạy nước rút với tốc độ 11km/giờ trong khoảng 10 phút và giữ vận tốc trung bình khoảng 65km/giờ.

Loài linh dương này làm thế nào mà duy trì được tốc độ chạy nhanh như vậy trong một thời gian khá dài? Thông qua sự tăng cường các cơ chế trao đổi chất sinh lý bình thường liên quan đến việc cung cấp nhiều O_2 cho các cơ hay thông qua các cơ chế sử dụng năng lượng hiệu quả hơn? Qua các nghiên cứu cho thấy loài linh dương này tiêu thụ O_2 gấp 3 lần so với những động vật có cùng kích thước. Thông thường, nếu động vật có kích thước càng lớn thì tốc độ tiêu thụ CO_2/1g khối lượng cơ thể sẽ giảm. *Ví dụ*, 1g mô của một con chuột tiêu thụ lượng O_2 trong một ngày bằng lượng O_2 mà 1g mô của một con voi tiêu thụ trong một tháng. Điều đáng ngạc nhiên là lượng O_2 mà 1g mô của linh dương (nặng khoảng 50kg) lại bằng lượng O_2 tiêu thụ bởi 1g mô của một con chuột nhắt (nặng khoảng 10g).

Khi so sánh các đặc tính sinh lý của linh dương với loài dê nhà cùng

kích thước thích nghi với việc leo trèo trên đá hơn là chạy nhanh, người ta thấy rằng tốc độ tiêu thụ O_2 tối đa của linh dương nhanh gấp 5 lần so với dê. Tại sao vậy? Linh dương có bề mặt trao đổi khí ở phổi lớn hơn, và có công suất bơm của tim lớn hơn 5 lần, có khối cơ phát triển hơn và có ty thể lớn hơn với số lượng nhiều hơn so với dê nhà. Hơn nữa, linh dương luôn duy trì nhiệt độ trong cơ cao hơn so với dê nhà. Những ưu thế thích nghi trên là kết quả của chọn lọc tự nhiên giúp cho linh dương thoát hiểm khỏi các loài ăn thịt khi chúng sống trên các đồng cỏ rộng lớn của Bắc Mỹ hàng triệu năm nay.

– *Động vật lặn:*

Đa số động vật trao đổi khí một cách liên tục, nhưng đôi khi chúng phải thay đổi môi trường hô hấp, chẳng hạn như chúng phải lặn xuống nước sâu để săn mồi. Phần lớn chúng ta dù có là những thợ lặn chuyên nghiệp thì không thể ở dưới nước lâu quá 2 hoặc 3 phút, và không thể lặn xuống dưới nước sâu quá 20m. Song, loài hải cẩu Weddell ở Nam cực có thể lặn sâu 200 - 500m và ở trong nước đến khoảng 20 phút (có khi đến một tiếng đồng hồ). Một số loài thú biển, rùa biển và cá voi có thể lặn sâu hơn. Voi biển có thể lặn sâu 1500m trong 2 tiếng đồng hồ. Voi biển có thể ở dưới nước liên tục 40 ngày mà chỉ cần ngoi lên thở trong thời gian chưa đầy 6 phút.

Sự thích nghi của các động vật lặn sâu là chúng tích trữ một lượng lớn O_2. So với con người, hải cẩu có thể tích trữ lượng O_2/1kg thể trọng nhiều hơn 2 lần. O_2 chủ yếu được tích lũy trong máu và cơ. Đối với chúng ta, có khoảng 36% lượng O_2 được tích lũy trong phổi và 51% tích lũy trong máu. Còn loài hải cẩu thì chỉ tích lũy 5% O_2 trong phổi rất bé của chúng, còn lượng O_2 trong máu lại chiếm đến 70%. Hải cẩu có thể tích máu/1kg thể trọng nhiều gấp 2 lần so với người. Một đặc điểm thích nghi khác là lá lách của hải cẩu rất lớn, có thể tích lũy được 24 lít máu. Lá lách của chúng có thể co rút khi chúng lặn để tăng cường lượng máu cung cấp O_2. Động vật lặn có hàm lượng protein myoglobin cao trong hệ cơ để tích lũy O_2. Hải cẩu có thể tích lũy 25% O_2 trong cơ (người chỉ tích lũy 13%).

Động vật lặn khi bắt đầu lặn không chỉ tích lũy lượng O_2 nhiều mà còn có những thích nghi để bảo tồn O_2. Chúng bơi lặn rất nhẹ nhàng, hoạt động cơ ít, và thay đổi độ chìm nổi của cơ thể để di chuyển lên xuống trong nước một cách thụ động. Nhịp tim và tốc độ tiêu thụ O_2 giảm trong thời gian lặn và có nhiều cơ chế điều chỉnh sự vận chuyển của máu tới não, tủy sống, mắt, tuyến trên thận và nhau thai (khi con vật mang thai). Máu cung cấp cho cơ bị hạn chế và hoàn toàn ngừng nếu chúng lặn rất lâu. Khi lặn với thời gian lâu hơn 20 phút, cơ của hải cẩu tiêu thụ O_2 dự trữ trong myoglobin và tổng hợp ATP bằng quá trình lên men thay cho hô hấp hiếu khí.

2.3. SỰ VẬN CHUYỂN CÁC CHẤT TRONG CƠ THỂ ĐỘNG VẬT

Tất cả các cơ thể đều phải trao đổi vật chất và năng lượng với môi trường, và sự trao đổi này diễn ra ở mức độ tế bào. Tế bào luôn được bao quanh bởi dung dịch nước, các chất cần thiết như các chất dinh dưỡng và oxy được vận chuyển qua màng sinh chất vào tế bào chất, còn các sản phẩm thừa của trao đổi chất như CO_2 được vận chuyển ra khỏi tế bào. Đối với cơ thể đơn bào thì sự trao đổi diễn ra trực tiếp với môi trường ngoài (nước biển hoặc nước ngọt). Trong cơ thể đa bào, đa số các tế bào không thể trao đổi trực tiếp với môi trường ngoài mà phải thông qua hệ thống cơ quan đặc biệt để trao đổi và vận chuyển các chất. *Ví dụ*, mang cá có diện tích trao đổi khí lớn với môi trường nước. Một mạng lưới mao mạch nhỏ nằm gần với mặt ngoài của mang. Oxy hòa tan trong nước sẽ khuếch tán qua lớp biểu bì của mang và vào trong dòng máu, ngược lại, CO_2 khuếch tán từ trong máu vào dòng nước. Cá cũng như các động vật khác có cơ quan chức thực hiện năng trao đổi vật chất với môi trường và có cơ quan vận chuyển chứa dịch lỏng (máu và dịch mô) phân bố khắp cơ thể được gọi là hệ tuần hoàn.

2.3.1. Hệ tuần hoàn phản ánh chủng loại phát sinh

Sự vận chuyển bằng khuếch tán chỉ vận chuyển được các chất theo khoảng cách ngắn, không có hiệu quả khi vận chuyển theo khoảng cách dài, *ví dụ*, để vận chuyển glucoz từ ống tiêu hóa, hoặc vận chuyển oxy từ phổi tới não. Sự khuếch tán không có hiệu quả đối với khoảng cách lớn hơn vài milimét vì thời gian cần thiết để một chất khuếch tán từ nơi này đến nơi khác là tỷ lệ thuận với bình phương khoảng cách vận chuyển. Chẳng hạn, để vận chuyển cùng lượng glucoz khuếch tán đi 100μm thì cần phải mất 1 giây, 1mm cần 100 giây và 1cm thì cần đến 3 giờ. Hệ tuần hoàn giải quyết vấn đề này bằng cách bảo đảm các chất được vận chuyển theo khoảng cách xa một cách nhanh chóng. Hệ tuần hoàn có chức năng liên kết môi trường dịch mô của tế bào và dịch cơ thể với cơ quan thực hiện sự trao đổi khí, cơ quan hấp thụ chất dinh dưỡng và cơ quan thải chất dư thừa. *Ví dụ*, trong phổi của động vật có vú, oxy từ không khí hít vào sẽ được khuếch tán qua lớp biểu mô mỏng của phế nang để vào dòng máu, còn CO_2 thì khuếch tán từ máu qua biểu mô phế nang vào khí thở ra. Sự vận động của dòng chất dịch trong hệ tuần hoàn do tác động của tim sẽ nhanh chóng mang máu giàu oxy đến các phần của cơ thể. Vì dòng máu trong các mao mạch phân bố khắp các mô của cơ thể, cho nên các chất sẽ được trao đổi giữa dòng máu và dịch mô bao quanh tế bào.

a) Hệ tuần hoàn ở động vật không xương sống

Hệ tuần hoàn của động vật không xương sống rất đa dạng, tùy thuộc

vào kích thước và hình dạng của cơ thể. Môi trường sống khác nhau cũng gây ra sự biến đổi tiến hóa của hệ tuần hoàn.

– Xoang tiêu hóa - tuần hoàn:

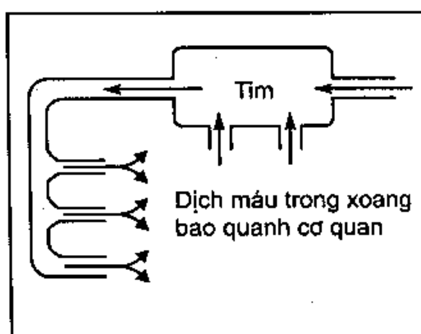
Những động vật đơn giản như hải miên và ruột khoang chưa có hệ tuần hoàn thực sự. Thành cơ thể của chúng chỉ gồm 2 lớp tế bào bao lấy một xoang ở trung tâm gọi là xoang tiêu hóa tuần hoàn. Xoang này được dùng vừa để tiêu hóa, vừa để phân phối các chất cho cơ thể. Các chất dịch trong xoang được thông với môi trường nước ở bên ngoài qua một lỗ duy nhất. Và như vậy, cả hai lớp mô ở ngoài và ở trong thành của cơ thể đều tiếp xúc trực tiếp với chất dịch của xoang. Sự tiêu hóa được bắt đầu trong xoang và các chất dinh dưỡng được hấp thụ trực tiếp tại các tế bào của lớp trong, và được khuếch tán vào lớp ngoài ở một khoảng cách rất ngắn.

Ruột khoang và đa số giun dẹt đều có xoang tiêu hóa - tuần hoàn với một lỗ thông với bên ngoài. Xoang tiêu hóa có mọc nhánh vào trong các phần của cơ thể tạo điều kiện cho sự khuếch tán của các chất được dễ dàng hơn.

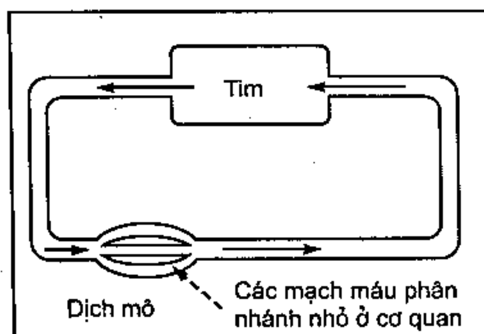
– Hệ tuần hoàn hở và hệ tuần hoàn kín: Đối với các động vật có cấu tạo phức tạp hơn, gồm nhiều lớp tế bào thì xoang tiêu hóa - tuần hoàn không đủ để vận chuyển các chất cho toàn bộ cơ thể bởi vì khoảng cách khuếch tán quá lớn để có thể phân phối nhanh chóng các chất dinh dưỡng và thải loại các chất thừa. Cơ quan tuần hoàn được phát triển phức tạp hơn gồm 2 dạng: hệ tuần hoàn kín và hệ tuần hoàn hở. Cả hai hệ tuần hoàn này gồm có 3 thành phần cơ bản sau đây: dịch tuần hoàn (máu), hệ thống ống (mạch máu) để phân phối máu đi toàn bộ cơ thể và một bơm bằng cơ (tim). Tim có tác dụng đẩy máu bằng cách sử dụng năng lượng trao đổi chất để làm tăng áp suất thủy tĩnh của dòng máu. Áp suất này giảm dần theo dòng máu từ khi máu ra khỏi tim, và giảm dần theo dòng máu đi và trở về tim. Áp suất này là động lực vận chuyển máu trong hệ tuần hoàn. Đối với côn trùng và các động vật chân khớp khác, và đa số nhuyễn thể có hệ tuần hoàn hở (hình 2.9A) qua đó máu trực tiếp thấm quanh các cơ quan. Ở đây không có sự cách biệt giữa máu và dịch mô, và dịch cơ thể hỗn hợp này được gọi là "dịch máu" (hemolymph). Có một hoặc nhiều tim bơm dịch máu vào trong một hệ thống xoang (sinus) bao quanh các cơ quan. Tại đây, xảy ra sự trao đổi của các chất giữa dịch máu và tế bào của cơ thể. Đối với côn trùng và các chân khớp khác, tim là một ống dài nằm ở mặt lưng. Khi tim co bóp, nó sẽ bơm dịch máu vào các mạch, chảy vào các xoang. Khi tim giãn sẽ thu dịch máu trở về tim qua các lỗ thông ở tim. Chuyển động của cơ thể làm nén các xoang giúp cho sự tuần hoàn của dịch máu.

Trong hệ tuần hoàn kín (hình 2.9B), máu chỉ giới hạn trong các mạch và cách ly với dịch mô. Hệ tuần hoàn kín có nhiều tim bơm máu vào trong

một mạch lớn, từ đó phân thành các mạch nhỏ phân bố vào các cơ quan. Các chất khuếch tán từ máu vào dịch mô và vào tế bào. Giun đất, mực, bạch tuộc và tất cả các động vật có xương sống đều có hệ tuần hoàn kín. Hệ tuần hoàn kín với áp suất máu cao, do đó sự vận chuyển máu cung cấp chất dinh dưỡng cho nhu cầu trao đổi chất cao trong các mô và tế bào của các động vật lớn hơn và hoạt động nhiều hơn thì hiệu quả hơn. *Ví dụ*, trong các loài nhuyễn thể thì chỉ có các loài mực và bạch tuộc hoạt động tích cực có hệ tuần hoàn kín. Mặc dù tất cả động vật chân khớp đều có hệ tuần hoàn hở, nhưng những động vật giáp xác lớn, như tôm hùm và cua, có hệ thống động mạch và tĩnh mạch cũng như có cơ quan bơm máu phụ giúp duy trì áp suất máu. Các hệ tuần hoàn kín phát triển nhất ở động vật có xương sống.



***Hình 2.9A.* Hệ tuần hoàn hở**



***Hình 2.9B.* Hệ tuần hoàn kín**

b) Hệ tuần hoàn của động vật có xương sống

Con người và các động vật có xương sống khác có hệ tuần hoàn kín, gọi là hệ tim mạch. Bình thường, tim có một hoặc hai tâm nhĩ, là xoang thu nhận máu trở về tim và một hoặc hai tâm thất là xoang từ đó máu được bơm ra khỏi tim.

Động mạch, tĩnh mạch và mao mạch là 3 loại mạch máu chủ yếu, trong cơ thể người có tổng số chiều dài khoảng 100.000km. Động mạch mang máu từ tim đến tất cả các cơ quan trong cơ thể. Trong các cơ quan, động mạch được phân nhánh thành nhiều nhánh nhỏ gọi là các tiểu động mạch, là những mạch nhỏ cung cấp máu cho mao mạch.

Mao mạch là những mạch có kích thước hiển vi, rất mảnh, với thành mạch có nhiều lỗ. Mao mạch tạo thành *mạng mao mạch* thâm nhập vào các mô. Các chất khác nhau kể cả các khí hòa tan được vận chuyển qua thành mao mạch bằng khuếch tán giữa mạch máu và dịch mô.

Ở đầu cuối tận cùng, mao mạch quy tụ thành các tiểu tĩnh mạch, và các tiểu tĩnh mạch sau đó hợp lại thành tĩnh mạch lớn. Tĩnh mạch đưa máu trở

về tim. Cần chú ý rằng động mạch và tĩnh mạch được phân biệt bởi hướng đi của máu trong mạch chứ không phải là tính chất của máu trong mạch. Tất cả các động mạch mang máu từ tim đến các mao mạch còn tĩnh mạch đưa máu từ mao mạch trở về tim. Trường hợp ngoại lệ là tĩnh mạch cửa gan, mang máu từ mạng mao mạch trong hệ tiêu hóa đến mạng mao mạch trong gan. Dòng máu từ gan qua tĩnh mạch gan để đưa máu về tim.

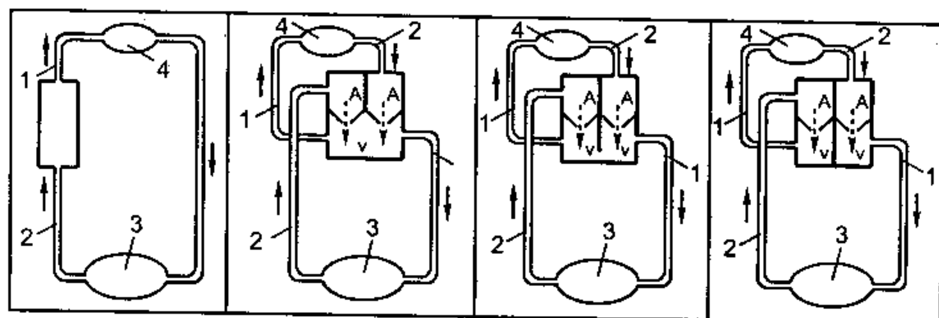
Hệ thống tim mạch ở các động vật có xương sống khác nhau có thể có cấu tạo sai khác với sơ đồ chung và tùy thuộc vào hiệu suất trao đổi chất của cơ thể nói chung. Nói chung, động vật có hiệu suất trao đổi cao sẽ có hệ tuần hoàn phức tạp hơn và có tim hoạt động khỏe hơn so với động vật có trao đổi chất thấp. Tương tự, trong cơ thể động vật, sự phức tạp về cấu tạo và số lượng mạch máu trong từng cơ quan là tương ứng với nhu cầu về trao đổi chất của cơ quan đó. Có lẽ sự sai khác cơ bản trong sự thích nghi của hệ tim mạch giữa các động vật là có liên quan đến sự hô hấp bằng mang của các động vật ở nước so với sự hô hấp bằng phổi của các động vật sống trên cạn (hình 2.10).

– Hệ tuần hoàn ở cá: Tim có hai ngăn là tâm thất và tâm nhĩ. Hệ mạch chỉ có một vòng đơn giản.

– Hệ tuần hoàn ở lưỡng cư: Tim có ba ngăn gồm hai tâm nhĩ và một tâm thất chung. Hệ mạch có 2 vòng tuần hoàn. Tâm thất chứa máu pha (máu giàu O_2 và máu nghèo O_2).

– Hệ tuần hoàn ở bò sát: Thằn lằn, rắn, rùa có tim ba ngăn. Tuy nhiên, tâm thất đã có vách ngăn (một phần) để giảm thiểu máu pha. Chỉ riêng cá sấu có vách ngăn tim thành 2 tâm thất tách biệt.

– Hệ tuần hoàn ở chim và động vật có vú: Tim 4 ngăn, và có vách ngăn ngăn cách hoàn toàn máu giàu O_2 và máu nghèo O_2.



***Hình 2.10.* Sơ đồ hệ tuần hoàn ở động vật có xương sống**

I. Hệ tuần hoàn ở cá; II. Hệ tuần hoàn ở lưỡng cư; III. Hệ tuần hoàn ở bò sát; IV. Hệ tuần hoàn ở chim và thú; 1. Động mạch; 2. Tĩnh mạch; 3. Lưới mao mạch nội quan; 4. Lưới mao mạch phổi (mang và da); A. Tâm nhĩ; V. Tâm thất.

2.3.2. *Hoạt động của các cơ quan tuần hoàn*

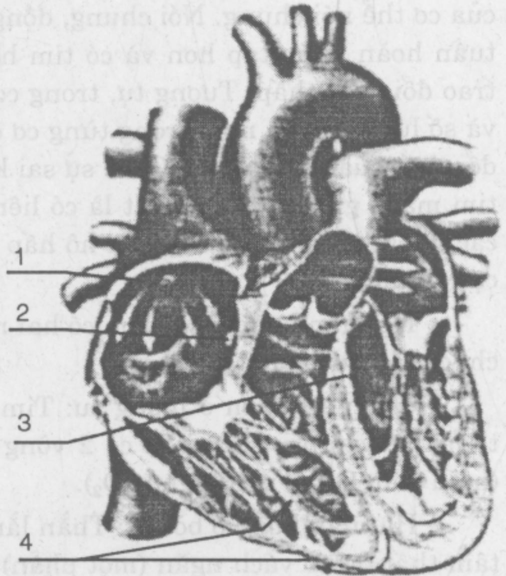
a) Hoạt động của tim

– Cơ tim hoạt động theo quy luật "tất cả hoặc không có gì":

Khi kích thích ở cường độ dưới ngưỡng, cơ tim hoàn toàn không co bóp, nhưng khi kích thích cường độ ngưỡng, cơ tim đáp ứng bằng co tối đa và nếu kích thích ở cường độ trên ngưỡng cũng không làm tim co mạnh hơn nữa.

– Cơ tim có khả năng hoạt động tự động:

Tim động vật, kể cả tim người, được cắt rời khỏi cơ thể vẫn còn khả năng co bóp nhịp nhàng, nếu được cung cấp đủ dinh dưỡng và oxy với một nhiệt độ thích hợp. Hoạt động của tim có tính tự động là do trong thành tim có các tập hợp sợi đặc biệt (do biến đổi của cơ tim) gọi là *hệ dẫn truyền tim* gồm: nút xoang nhĩ có khả năng tự phát nhịp xung được truyền tới hai tâm nhĩ và nút nhĩ thất, rồi truyền theo bó His tới mạng Puôc-kin phân bố trong thành hai tâm thất, làm các tâm nhĩ, tâm thất co (hình 2.11).



Hình 2.11. **Hệ dẫn truyền của tim người**

1. Nút xoang nhĩ; 2. Nút nhĩ thất; 3. Bó His; 4. Mạng Puôc-kin

– Tim hoạt động theo chu kỳ:

Tim co giãn nhịp nhàng theo chu kỳ. Bắt đầu mỗi chu kỳ là pha co tâm nhĩ, tiếp đó là pha co tâm thất và kết thúc là pha giãn chung, sau đó lại tiếp theo một chu kỳ mới và cứ diễn ra như vậy một cách liên tục. Ở người, thời gian mỗi chu kỳ trung bình khoảng 0,8 giây, trong đó tâm nhĩ co khoảng 0,1 giây, tâm thất co 0,3 giây, thời gian giãn chung là 0,4 giây, ứng với nhịp tim trung bình là 75 lần/ phút ở người trưởng thành. Ở trẻ sơ sinh tần số nhịp tim lớn hơn nhiều (120 - 140 nhịp/ phút). Trẻ càng lớn nhịp tim càng giảm. Ở đa số động vật, nhìn chung số nhịp tim tỷ lệ nghịch với khối lượng cơ thể (bảng 2.3).

Bảng 2.3. Nhịp tim ở một số động vật

Động vật	Nhịp tim/ phút	Động vật	Nhịp tim/ phút
Voi	25 - 40	Chó	70 - 80
Ngựa	30 - 45	Mèo	110 - 130
Trâu	40 - 50	Thỏ	220 - 270
Bò	50 - 70	Chuột	720 - 780
Cừu, dê	70 - 80	Dơi	600 - 900
Lợn	60 - 90	Gà, vịt	240 - 400

b) Hoạt động của hệ mạch

Hệ mạch bao gồm các động mạch, tĩnh mạch, nối với nhau qua các mao mạch. Máu được vận chuyển trong hệ mạch đi nuôi cơ thể tuân theo các quy luật vật lý liên quan chặt chẽ đến áp suất đẩy máu, lưu lượng máu chảy và vận tốc máu, sức cản của mạch, v.v...

– Huyết áp:

Máu vận chuyển trong hệ mạch nhờ năng lượng co bóp của cơ tim. Tim co tạo ra một áp lực để tống máu vào các động mạch, đồng thời cũng tạo ra huyết áp động mạch. Người ta phân biệt huyết áp cực đại ứng với lúc tim co, huyết áp cực tiểu ứng với lúc tim giãn.

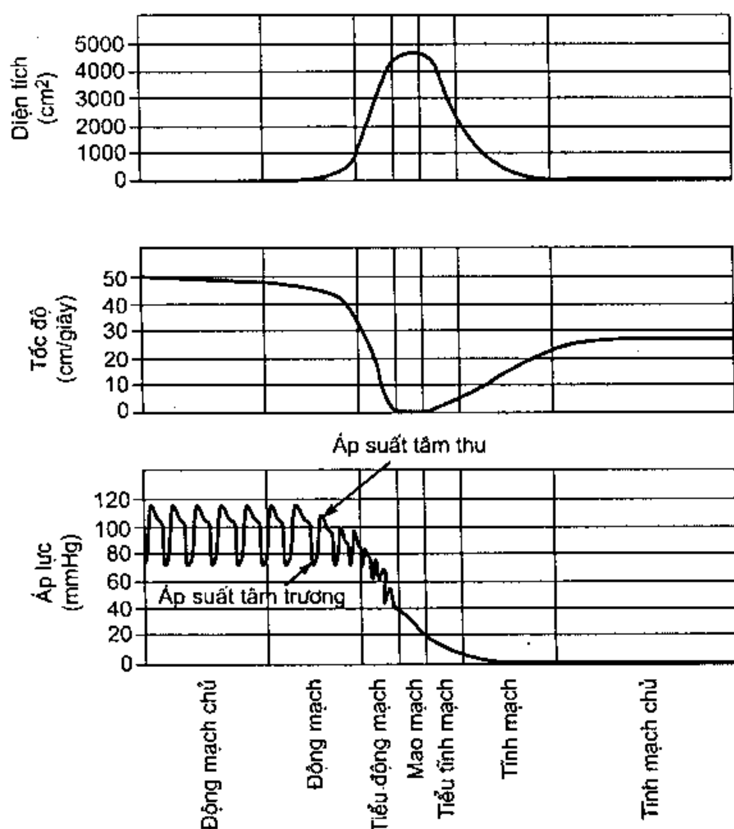
Tim đập nhanh và mạnh làm tăng huyết áp: tim đập chậm, yếu làm huyết áp hạ.

Càng xa tim, huyết áp càng giảm. Ở người bình thường huyết áp ở động mạch chủ là 120 - 140mmHg, ở động mạch lớn là 110 - 125mmHg, ở động mạch bé giảm dần. Huyết áp là do sự ma sát của máu với thành mạch và giữa các phần tử máu với nhau khi vận chuyển.

Nếu huyết áp cực đại lớn quá 150mmHg và kéo dài, đó là chứng huyết áp cao. Nếu huyết áp cực đại thường xuống dưới 80mmHg thì đó là chứng huyết áp thấp.

– Vận tốc máu:

Máu chảy nhanh hay chậm lệ thuộc vào tiết diện mạch và chênh lệch huyết áp giữa các đoạn mạch. Nếu tiết diện nhỏ, chênh lệch huyết áp lớn, máu sẽ chảy nhanh và ngược lại, máu sẽ chảy chậm (hình 2.12).



***Hình 2.12.* Mối tương quan giữa tốc độ của dòng máu, tiết diện ngang của mạch máu và áp suất của máu.**
Tốc độ của dòng máu giảm đáng kể trong tiểu động mạch và máu chảy chậm nhất trong mao mạch do tăng tổng tiết diện của mạch máu. Áp suất của dòng máu (áp lực chính đẩy máu từ tim đến hệ thống mao mạch) cao nhất ở động mạch.

Máu chảy nhanh nhất trong động mạch và chậm nhất trong các mao mạch, đảm bảo cho sự trao đổi chất giữa máu với các tế bào của cơ thể vì động mạch có tiết diện nhỏ hơn nhiều so với tổng tiết diện rất lớn của các mao mạch. Chẳng hạn ở người, tiết diện của động mạch chủ là 5 - 6cm^2, tốc độ máu ở đây là 500 - 600mm/ giây, trong khi tổng tiết diện của mao mạch lên tới 6200cm^2 nên tốc độ máu giảm chỉ còn 0,5mm/ giây.

2.3.3. Điều hòa hoạt động tim mạch

a) Điều hòa hoạt động tim

Ngoài hệ dẫn truyền tự động của tim nằm ngay trên tim, tim còn chịu sự điều khiển của trung ương giao cảm và đối giao cảm qua các dây thần kinh tương ứng. Dây giao cảm làm giảm nhịp và sức co tim (tim đập chậm và yếu).

b) Sự điều hòa hoạt động hệ mạch

Tùy theo nhu cầu trao đổi chất từng lúc và ở từng nơi mà sự phân phối máu có những thay đổi: Co thắt mạch ở những nơi cần ít máu và giãn nở mạch ở những bộ phận cần nhiều máu. Sự điều hòa hoạt động của các mạch như trên là có sự tham gia của các nhánh thần kinh sinh dưỡng: nhánh giao cảm gây co mạch, nhánh đối giao cảm lại làm giãn mạch.

c) Phản xạ điều hòa hoạt động tim mạch

Nhờ các xung thần kinh từ các thụ quan áp lực và thụ quan hóa học (áp thụ quan và hóa thụ quan) nằm ở cung chủ động mạch và xoang động mạch cổ (xoang cảnh) theo các sợi hướng tâm về trung khu vận mạch trong hành tủy, từ đó sự điều hòa hoạt động tim mạch để điều chỉnh áp suất, vận tốc máu cho phù hợp với yêu cầu của các cơ quan trong cơ thể.

Chẳng hạn khi huyết áp giảm, hoặc khi nồng độ khí CO_2 trong máu tăng, tim sẽ đập nhanh và mạnh, mạch co lại làm áp lực máu tăng và máu chảy mạnh. Khi lượng máu cung cấp cho não không đủ làm tăng cường hoạt động của tim và co mạch ở các khu vực không hoạt động để dồn máu cho não.

2.3.4. Hệ bạch huyết

Vì lượng máu qua mao mạch là vô cùng lớn nên lượng dịch trong máu thấm ra ngoài mạch máu phải được bù lại trong một ngày là khoảng 4 lít. Khoảng 85% dịch có trong máu thấm qua mao mạch vào dịch mô sẽ được trở lại máu qua tĩnh mạch, 15% còn lại sẽ trở lại mạch máu thông qua các mạch của hệ bạch huyết. Tuy thành mao mạch rất khó thẩm thấu đối với các phân tử lớn, nhưng vẫn có một số protein đi qua thành mao mạch vào dịch mô và chúng trở lại máu thông qua hệ bạch huyết. Dịch mô thấm vào mạch bạch huyết nhờ sự khuếch tán qua mao mạch bạch huyết nằm xen kẽ với các mao mạch của máu. Khi dịch mô đi vào trong mạch bạch huyết thì được gọi là dịch bạch huyết (lymph). Thành phần của dịch bạch huyết giống với dịch mô. Hệ bạch huyết đưa dịch bạch huyết trở về hệ tuần hoàn ở vị trí gần chỗ tĩnh mạch chủ nối với tâm nhĩ phải.

Dọc theo các mạch bạch huyết có các *hạch bạch huyết* có vai trò lọc bạch huyết khỏi các nhân tố gây bệnh như virut và vi khuẩn. Các hạch bạch huyết có vai trò trong miễn dịch của cơ thể. Trong hạch bạch huyết có mô liên kết chứa nhiều bạch cầu có chức năng bảo vệ. Khi bị nhiễm trùng chúng tăng sinh rất nhanh, do đó hạch bạch huyết bị mềm và phồng lên.

2.3.5. Máu và chức năng của máu

Trong các mạch của hệ tuần hoàn có chứa chất dịch gọi là máu. Đối với động vật không xương sống có hệ tuần hoàn hở, máu (dịch máu) không khác

với dịch mô. Tuy nhiên, đối với động vật có xương sống thì máu chảy trong hệ mạch kín, máu được xem như là mô liên kết lỏng.

a) Thành phần và chức năng của máu

Trong máu gồm có chất dịch lỏng gọi là huyết tương (plasma) và các tế bào máu trôi lơ lửng trong huyết tương. Các yếu tố tế bào chiếm khoảng 45% thể tích của máu, khi được ly tâm sẽ lắng đọng xuống đáy ống thành một lớp cặn màu đỏ. Lớp bên trên trong suốt và có màu vàng nhạt chính là huyết tương (hình 2.13).



Hình 2.13. **Các thành phần của máu**

– Huyết tương chứa khoảng 90% nước và các chất hòa tan. Phần lớn là các muối vô cơ ở dạng các ion hòa tan, thường được gọi là các chất điện ly của máu. Nồng độ tổ hợp của các ion này có vai trò quan trọng trong việc duy trì cân bằng thẩm thấu của máu. Một số ion đóng vai trò chất đệm cho máu. Máu người có độ pH là 7,4. Chức năng hoạt động bình thường của cơ và thần kinh phụ thuộc vào hàm lượng ion chủ yếu có trong dịch mô, phản ảnh hàm lượng của chúng có trong máu.

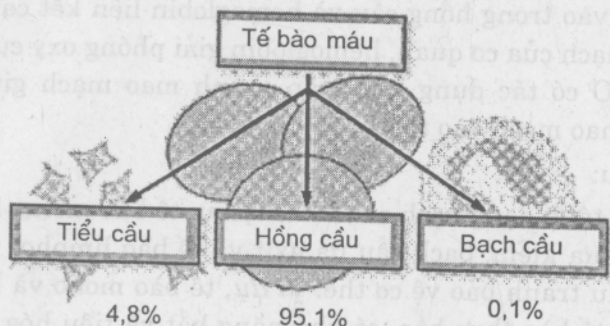
Một loại chất hòa tan quan trọng khác trong máu là các protein huyết tương. Các protein này là những chất đệm để điều hòa độ pH của máu, giúp duy trì cân bằng thẩm thấu giữa máu và dịch mô, tham gia duy trì độ nhớt của máu. Một số protein huyết tương có vai trò chuyên chở lipit. Vì lipit không hòa tan trong nước nên chúng chỉ được vận chuyển trong dòng máu khi liên kết với protein. Một loại protein khác được gọi là *immunoglobulin* hay là kháng thể có chức năng chống virut, vi khuẩn và các tác nhân lạ khác xâm nhập vào cơ thể. Ngoài ra, một loại protein huyết tương khác gọi là *fibrinogen* là nhân tố đông máu giúp ngăn cản sự mất máu khi cơ thể bị tổn thương.

Khi huyết tương bị lấy hết fibrinogen được gọi là huyết thanh. Huyết tương chứa một số lượng lớn các chất khác bao gồm các chất dinh dưỡng, các sản phẩm dư thừa của chuyển hóa, các khí hô hấp và nhiều loại hoocmon. Huyết tương máu và dịch mô có thành phần giống nhau. Tuy nhiên, huyết tương có chứa lượng protein cao hơn so với dịch mô (vì màng mao mạch khó thẩm thấu đối với protein)

– Các tế bào máu:

Có hai loại tế bào máu: hồng cầu có chức năng chuyên chở oxy và bạch

cầu có chức năng bảo vệ. Ngoài ra, còn có tiểu cầu là những mảnh vụn tế bào có chức năng trong quá trình đông máu (hình 2.14).

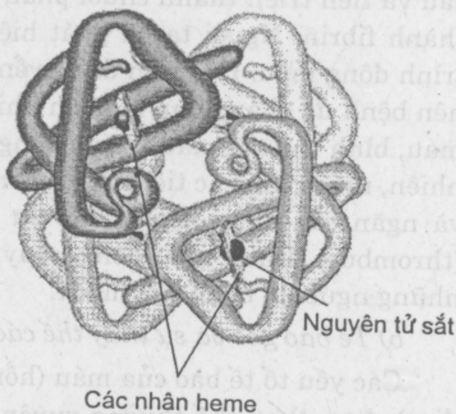


Hình 2.14. **Các yếu tố tế bào của máu người**

+ Hồng cầu:

Trong máu, hồng cầu có số lượng nhiều nhất. *Ví dụ*, trong 1ml (hay $1mm^3$) máu người chứa 4,5 - 5 triệu hồng cầu và tổng số hồng cầu trong 5 lít máu là 22,5 - 25 nghìn tỷ. Cấu tạo của hồng cầu rất thích nghi với chức năng của chúng. Chức năng chủ yếu của hồng cầu là chuyên chở oxy và phụ thuộc vào sự khuếch tán của oxy rất nhanh qua màng sinh chất của hồng cầu. Hồng cầu của người có cấu tạo hình đĩa lõm 2 mặt, có đường kính khoảng 7 - 8μm. Kích thước bé và lõm hai mặt của hồng cầu tạo nên tổng diện tích của toàn bộ hồng cầu là rất lớn. Tổng diện tích màng hồng cầu trên một thể tích máu nhất định càng lớn thì lượng oxy khuếch tán càng nhanh. Hồng cầu của động vật có vú và con người là mất nhân nên chúng chứa được nhiều hemoglobin để chuyên chở oxy. Hồng cầu không chứa ty thể, nên chúng sản sinh ATP chủ yếu thông qua con đường trao đổi chất kỵ khí. Nếu hồng cầu có nhân và trao đổi chất hiếu khí thì nó sẽ tiêu thụ mất nhiều lượng oxy chúng chuyên chở.

Mặc dù kích thước bé nhưng mỗi hồng cầu chứa tới 250 triệu phân tử hemoglobin. Mỗi phân tử hemoglobin được cấu tạo gồm 4 chuỗi polypeptit: 2 chuỗi α và 2 chuỗi β liên kết với 4 nhân heme chứa 4 nguyên tử sắt (hình 2.15) có thể liên kết với 4 phân tử oxy, do đó một hồng cầu có thể chuyên chở khoảng 1 tỷ phân tử oxy.



Hình 2.15. **Cấu trúc của Hemoglobin**

Người ta đã chứng minh rằng hemoglobin cũng liên kết với oxyt nitric (NO). Khi hồng cầu chảy qua lưới mao mạch của da, mang và phổi thì oxy sẽ khuếch tán vào trong hồng cầu và hemoglobin liên kết cả với O_2 và NO. Tại lưới mao mạch của cơ quan, hemoglobin giải phóng oxy cung cấp cho các tế bào. Khí NO có tác dụng làm giãn thành mao mạch giúp cho sự giải phóng oxy từ mao mạch vào tế bào dễ dàng hơn.

+ Bạch cầu:

Máu chứa tới 5 dạng bạch cầu khác nhau: tế bào mono, bạch cầu trung tính, bạch cầu ưa kiềm, bạch cầu ưa axit và tế bào limpho. Chức năng của bạch cầu là đấu tranh bảo vệ cơ thể. *Ví dụ*, tế bào mono và bạch cầu trung tính là những tế bào thực bào, có khả năng bắt và tiêu hóa vi khuẩn cũng như các mảnh vụn của các tế bào chết. Tế bào limpho thường có hai loại là tế bào limpho B và tế bào limpho T. Chúng có chức năng đáp ứng miễn dịch chống lại những tác nhân lạ. Các tế bào bạch cầu luôn chui ra khỏi thành mạch và ngao du trong dịch mô cũng như là dịch bạch huyết. Tại đó, chúng bắt đầu đấu tranh chống lại các tác nhân gây bệnh. Bình thường trong 1ml máu người chứa khoảng 5 - 10 nghìn bạch cầu, nhưng khi bảo vệ cơ thể, số lượng của chúng tăng lên tạm thời.

+ Tiểu cầu:

Nhân tố tế bào thứ ba trong máu là tiểu cầu (platelet). Đó là những mảnh tế bào có đường kính khoảng 2 - 3μm. Chúng không chứa nhân và là những mảnh tách ra từ các tế bào lớn được sinh ra trong tủy xương. Tiểu cầu đi vào máu và thực hiện chức năng đông máu.

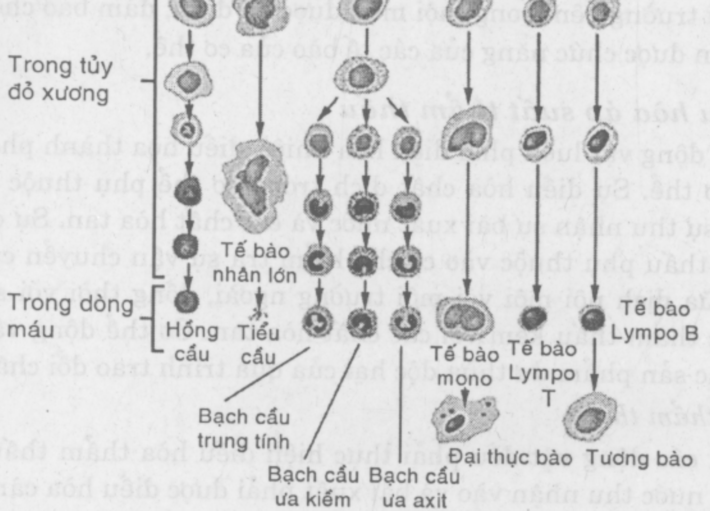
Đông máu. Khi bị thương, cơ chế đông máu chống được sự mất máu. Sự đông máu được khởi đầu bằng sự giải phóng các nhân tố đông máu từ tiểu cầu và tiến triển thành chuỗi phản ứng có tác động chuyển dạng fibrinogen thành fibrin. Người ta đã phát hiện được 12 nhân tố có vai trò trong quá trình đông máu. Đột biến di truyền gây ảnh hưởng lên sự đông máu và gây nên bệnh ưa chảy máu, là bệnh khi bị thương máu không đông. Trong dòng máu, bình thường máu không đông là nhờ có nhân tố chống đông máu. Tuy nhiên, nhiều khi các tiểu cầu bị đóng cục và fibrin đông lại trong mạch máu và ngăn cản dòng máu chảy. Sự đông máu như vậy gọi là nghẽn mạch (thrombus). Dạng máu đông nguy hiểm như vậy thường gặp nhiều hơn ở những người bị bệnh tim mạch.

b) Tế bào gốc và sự thay thế các tế bào máu

Các yếu tố tế bào của máu (hồng cầu, bạch cầu và tiểu cầu) luôn bị mất đi và được thay thế thường xuyên. *Ví dụ*, hồng cầu chỉ tồn tại trong dòng máu từ 3 - 4 tháng và sau đó bị phá hủy do bị thực bào trong gan và lách. Các enzym sẽ phân hủy các đại phân tử của các tế bào máu già cỗi thành

các đơn phân, và các đơn phân này cùng các đơn phân từ các chất dinh dưỡng lại được dùng để tổng hợp các đại phân tử mới (*ví dụ* như các axit amin). Phần lớn các nguyên tử sắt từ hemoglobin bị phân hủy sẽ được dùng để xây dựng các phân tử hemoglobin mới.

Hồng cầu, bạch cầu và tiểu cầu có cùng nguồn gốc từ chủng quần tế bào đa tiềm năng được gọi là tế bào gốc có trong tủy xương, đặc biệt là xương sườn, xương sống, xương ức và xương chậu. Tế bào gốc đa tiềm năng là những tế bào có khả năng phân bào và biệt hóa cho ra các tế bào máu khác nhau (hình 2.16).



Hình 2.16. **Sự hình thành các yếu tố tế bào của máu**

Hàm lượng oxy được máu cung cấp cho cơ thể có vai trò điều chỉnh sự sản sinh hồng cầu theo cơ chế mối liên hệ ngược âm. Nếu mô không được cung cấp đầy đủ oxy, thận sẽ tổng hợp và tiết ra hoocmon *erythropoietin* (EPO) có tác dụng kích thích sản sinh hồng cầu trong tủy xương. Nếu máu cung cấp oxy nhiều hơn nhu cầu của mô thì lượng EPO sẽ giảm và giảm sản sinh hồng cầu.

Các bác sĩ thường sử dụng EPO tổng hợp để điều trị cho các bệnh nhân thiếu máu khi lượng hemoglobin ít hơn bình thường. Một số vận động viên thường lạm dụng EPO để làm tăng lượng hồng cầu khi thi đấu. Việc này bị Liên đoàn Thể thao Olympic quốc tế cấm sử dụng. Trong năm 2002, một số vận động viên do sử dụng loại thuốc này nên đã bị tước huy chương vàng

trong kỳ Thế vận hội mùa đông diễn ra tại thành phố Salt Lake ở Mỹ. Công nghệ tế bào gốc đã tách chiết các tế bào gốc đa năng từ tủy xương và nuôi cấy chúng trong phòng thí nghiệm, và các tế bào này đã được sử dụng để điều trị một số bệnh ở người, *ví dụ* ung thư máu.

2.4. NỘI CÂN BẰNG VÀ BÀI TIẾT

2.4.1. Khái niệm và ý nghĩa của nội cân bằng

Các hệ thống sống dù ở mức độ nào chỉ tồn tại và phát triển khi môi trường bên trong luôn duy trì được sự cân bằng và ổn định, gọi tắt là nội cân bằng. Sự cân bằng và ổn định đó bao hàm sự cân bằng khối lượng nước, cân bằng về nồng độ các chất như glucoz, các ion, các axit amin, các chất béo, các muối khoáng, v.v... để duy trì áp suất thẩm thấu, huyết áp và độ pH của môi trường bên trong (nội môi) được ổn định, đảm bảo cho sự tồn tại và thực hiện được chức năng của các tế bào của cơ thể.

2.4.2. Điều hòa áp suất thẩm thấu

Cơ thể động vật luôn phải điều hòa nhiệt, điều hòa thành phần các chất dịch của cơ thể. Sự điều hòa chất dịch trong cơ thể phụ thuộc vào sự cân bằng giữa sự thu nhận sự bài xuất nước và các chất hòa tan. Sự điều hòa áp suất thẩm thấu phụ thuộc vào cơ chế kiểm tra sự vận chuyển của các chất hòa tan giữa dịch nội môi với môi trường ngoài, đồng thời với sự điều hòa lượng nước thẩm thấu kèm với các chất hòa tan. Cơ thể động vật cũng cần bài xuất các sản phẩm dư thừa độc hại của quá trình trao đổi chất.

a) Sự thẩm thấu

Tất cả các động vật đều phải thực hiện điều hòa thẩm thấu: theo thời gian lượng nước thu nhận vào và bài xuất phải được điều hòa cân bằng. Nếu lượng nước vào quá nhiều, tế bào sẽ bị trương phồng và vỡ ra. Ngược lại, nếu thiếu nước, tế bào sẽ bị teo lại và chết. Nước được vận chuyển vào tế bào và thoát ra khỏi tế bào nhờ hiện tượng thẩm thấu. Tùy thuộc vào áp suất thẩm thấu của dung dịch trong đó tế bào sống, người ta phân biệt:

– Dung dịch đẳng trương là dung dịch có áp suất thẩm thấu cân bằng áp suất thẩm thấu của tế bào. Lượng nước đi vào và ra khỏi tế bào cân bằng nên tế bào không thay đổi trạng thái.

– Dung dịch ưu trương là dung dịch có áp suất thẩm thấu lớn hơn áp suất thẩm thấu của tế bào. Nước sẽ từ tế bào thoát ra dung dịch, khiến tế bào teo lại vì mất nước.

– Dung dịch nhược trương là dung dịch có áp suất thẩm thấu bé hơn áp suất thẩm thấu của tế bào. Nước sẽ từ dung dịch đi vào tế bào làm cho tế bào trương phồng và có thể vỡ ra.

b) Điều hòa thẩm thấu ở động vật

Tùy theo khả năng điều hòa áp suất thẩm thấu, người ta phân biệt động vật thành 2 dạng sau đây:

– Động vật thích nghi thẩm thấu là những động vật mà cơ thể của chúng không thể điều hòa được áp suất thẩm thấu nội môi, bởi vì áp suất thẩm thấu nội môi của chúng giống như áp suất thẩm thấu của môi trường. Vì vậy, nước đi vào và ra khỏi cơ thể chúng cân bằng. Những động vật này thường sống trong môi trường nước có thành phần hóa học ổn định, do đó áp suất nội môi của cơ thể chúng rất ổn định.

– Động vật điều hòa thẩm thấu là những động vật luôn phải điều chỉnh áp suất thẩm thấu nội môi trong cơ thể, vì chất dịch cơ thể của chúng không đẳng trương với chất dịch của môi trường. Như vậy, động vật điều hòa thẩm thấu cần phải thải bớt lượng nước thừa nếu chúng sống trong môi trường nhược trương, hoặc phải thu nhận thêm nước nếu chúng sống trong môi trường ưu trương.

Động vật điều hòa áp suất thẩm thấu có thể sống trong môi trường mà động vật thích nghi thẩm thấu không thể tồn tại được, chẳng hạn như môi trường nước ngọt và môi trường trên cạn. Khả năng điều hòa thẩm thấu giúp cho các động vật ở biển duy trì áp suất thẩm thấu nội môi tuy áp suất này chênh lệch với áp suất thẩm thấu của nước biển. Để điều hòa áp suất thẩm thấu nội môi thì cơ thể cần tiêu phí nhiều năng lượng. *Ví dụ*, đối với loài tôm biển và những loài giáp xác nhỏ sống trong vùng có độ muối cao phải tiêu phí tới 30% năng lượng chuyển hóa cho sự điều hòa áp suất thẩm thấu nội môi. Tuy nhiên đa số động vật thích nghi thẩm thấu cũng như động vật điều hòa thẩm thấu không chịu được sự biến động môi trường ngoài quá lớn, được gọi là “động vật hẹp muối” (stenohaline); trái lại, “động vật rộng muối” (euryhaline) là những động vật có thể sống được trong môi trường có áp suất thẩm thấu biến động lớn. *Ví dụ*, nhiều loài cá hồi là các động vật rộng muối. Điển hình hơn là cá rô phi *Tilapia mossambica*. Loài cá này vừa có thể sống trong nước ngọt, vừa có thể sống trong nước có nồng độ muối cao gấp đôi nồng độ muối của nước biển.

Sau đây, ta sẽ xem xét kỹ hơn về sự thích nghi của các động vật biển, động vật nước ngọt và động vật sống trên cạn.

– Động vật biển:

Động vật hình thành và phát triển đầu tiên trong môi trường nước biển, và hiện tại số lượng loài động vật sống ở biển còn nhiều hơn số lượng loài động vật sống trong nước ngọt và trên cạn. Đa số các động vật không xương sống ở biển đều là các động vật thích nghi thẩm thấu. Tổng áp suất thẩm thấu nội môi của cơ thể chúng cân bằng với áp suất thẩm thấu của nước biển. Song, chúng khác với nước biển về nồng độ của đa số chất tan có

trong cơ thể chúng mà không có trong nước biển. Do vậy, kể cả động vật thích nghi với áp suất thẩm thấu của môi trường ngoài thì vẫn phải điều hòa thành phần các chất hòa tan trong nội môi.

Ngoài ra, các động vật có xương sống và một số động vật không xương sống sống ở biển là những động vật điều hòa thẩm thấu. Đối với những động vật này, nước biển mặn hơn so với dịch nội môi và nước có xu hướng thoát ra khỏi cơ thể do thẩm thấu. Các loài cá xương ở biển, *ví dụ* như cá tuyết, là nhược trương so với nước biển nên luôn bị mất nước do thẩm thấu và thu nhận nhiều muối do khuếch tán từ nước biển và từ thức ăn. Cá điều hòa cân bằng lượng nước mất đi bằng cách uống một lượng nhiều nước biển, mang của chúng loại thải nhiều muối NaCl; trong mang có những tế bào đặc biệt, có khả năng vận chuyển tích cực các ion Cl^- cùng với ion Na^+. Thận của cá biển loại thải một lượng rất lớn ion canxi, magie và sunphat và chỉ bài xuất rất ít nước ra ngoài môi trường.

Cá mập và đa số cá sụn có áp suất thẩm thấu nội môi thấp hơn so với nước biển nên muối có xu hướng khuếch tán vào cơ thể chúng, đặc biệt qua mang. Thận của chúng có thể bài tiết một số muối và phần muối còn lại được bài xuất bởi tuyến trực tràng hoặc qua phân. Không giống như cá xương và mặc dù áp suất thẩm thấu nội môi thấp, cá mập và các cá sụn không bị mất nước nhiều do thẩm thấu liên tục bởi vì cơ thể của chúng duy trì ure với nồng độ cao (sản phẩm chuyển hóa chất của protein và axit nucleic). Các chất hữu cơ hòa tan khác như oxyt trimethylamine (TMAO) có tác dụng bảo vệ protein không bị hư hỏng bởi ure (vì vậy khi ăn thịt cá mập hoặc cá sụn thì cần phải ngâm và rửa nước để loại trừ ure trước khi nấu). Tổng số nồng độ chất hòa tan trong dịch cơ thể của cá mập và cá sụn khác (muối, ure, các hữu cơ hòa tan khác) làm cho dịch nội môi của chúng hơi ưu trương so với nước biển. Do đó, nước biển vào cơ thể cá mập và các cá sụn qua thẩm thấu và thức ăn (cá mập không uống nước), và lượng nước này được bài xuất ra khỏi cơ thể qua nước tiểu.

– Động vật nước ngọt:

Cơ chế điều hòa áp suất thẩm thấu ở động vật nước ngọt đối lập với cơ chế điều hòa ở động vật biển. Động vật nước ngọt luôn phải thu nhận nước do thẩm thấu và mất muối do khuếch tán bởi vì áp suất thẩm thấu nội môi của chúng luôn cao hơn so với môi trường. Tuy vậy, dịch cơ thể của đa số động vật nước ngọt có nồng độ chất hòa tan thấp hơn nhiều so với động vật nước biển. Đó là một kiểu thích nghi với môi trường nước ngọt có nồng độ muối thấp. *Ví dụ*, những loài nhuyễn thể ở biển có dịch cơ thể có nồng độ chất hòa tan cao hơn so với dịch cơ thể của các loài nhuyễn thể nước ngọt. Sự chênh lệch nhỏ giữa áp suất thẩm thấu giữa dịch cơ thể và áp suất thẩm

thấu của môi trường nước ngọt dẫn tới giảm thiểu năng lượng cần tiêu tốn để điều hòa thẩm thấu.

Nhiều động vật nước ngọt, kể cả cá đều duy trì cân bằng nước bằng cách bài tiết một lượng nước lớn qua nước tiểu. Muối bị thải loại trong quá trình khuếch tán và qua nước tiểu thường được bù lại qua thức ăn và thu nhận qua mang nhờ các tế bào clo trong mang có chức năng hoạt tải ion Cl^- và kéo theo cả ion Na^+.

Cá hồi và các loài cá rộng muối khác di cư từ nước biển vào nước ngọt và ngược lại để sinh sản phải chịu đựng sự thay đổi rất nhanh về áp suất thẩm thấu của môi trường. Trong nước biển, cá hồi cũng giống như các cá biển khác điều hòa áp suất thẩm thấu bằng cách uống nước biển và bài tiết nước dư thừa qua mang. Khi chúng di cư vào nước ngọt, chúng ngừng uống nước và bắt đầu thải nước tiểu loãng qua thận, và mang của chúng bắt đầu thu nhận muối từ môi trường - giống như những loài cá chỉ sống hoàn toàn trong môi trường nước ngọt.

– Động vật chịu hạn:

Sự mất nước có thể khiến cho đa số động vật chết, song một số loài động vật không xương sống trong các ao hồ tạm thời có thể mất gần hết lượng nước trong cơ thể mà vẫn sống sót trong trạng thái ngủ khi ao hồ trở nên khô hạn. Sự thích nghi này được gọi là sống không có nước (anhydrobiosis). *Ví dụ*, bọ chét (tardigrade) là động vật không xương sống có kích thước cơ thể khoảng 1mm, ở trạng thái hoạt động và có nước thì cơ thể chứa 85% nước, nhưng chúng có thể chịu hạn và tồn tại trong trạng thái không hoạt động với khoảng 2% lượng nước trong cơ thể; chúng khô như hạt bụi và tồn tại được hơn cả chục năm. Nhưng khi có nước, thì chỉ trong một phút chúng tích lũy nước, chuyển động và bắt đầu kiếm ăn.

Các động vật chịu hạn có nhiều đặc điểm thích nghi để duy trì hoạt động của màng tế bào. Nhiều nghiên cứu đã chứng minh rằng, cơ thể động vật chịu hạn chứa hàm lượng lớn chất đường, đặc biệt là đường đôi *trehaloz* có vai trò bảo vệ tế bào bằng cách thế chỗ của các phân tử nước liên kết với màng tế bào và protein. Nhiều côn trùng tồn tại được trong băng đá mùa đông cũng sử dụng trehaloz làm chất bảo vệ cho màng tế bào.

– Động vật ở cạn:

Nguy cơ bị mất nước là vấn đề sống còn đối với động, thực vật ở cạn. Chúng ta sẽ bị chết khi cơ thể bị mất khoảng 12% lượng nước; động vật có vú sống trong môi trường khô cạn, như lạc đà, khi mất khoảng 24% lượng nước vẫn tồn tại được. Các thích nghi làm giảm lượng nước mất đi là vấn đề sống còn đối với động vật ở cạn. *Ví dụ*, đối với thực vật ở cạn có lớp sáp cutin, cơ thể nhiều động vật ở cạn có lớp vỏ kitin (sâu bọ), vỏ đá vôi (ốc sên

cạn), lớp vẩy sừng keratin hoặc lông (động vật có xương sống ở cạn) có tác dụng ngăn cản sự mất nước. Nhiều động vật ở cạn, đặc biệt là động vật ở sa mạc, đều là động vật ăn đêm bởi vì về đêm thì nhiệt độ thấp và độ ẩm cao là điều kiện thuận lợi giúp giảm thiểu sự bốc hơi nước khỏi cơ thể động vật.

Mặc dù có những thích nghi như vậy, đa số động vật ở cạn đều bị mất nhiều nước qua bề mặt ẩm trong cơ quan trao đổi khí, hay qua nước tiểu, qua phân hoặc qua da. Động vật ở cạn duy trì cân bằng nước bằng cách uống và ăn các thức ăn ẩm và bằng sử dụng nước trao đổi chất (nước sản sinh từ hô hấp tế bào). Một số động vật, như chim và bò sát ăn sâu bọ ở sa mạc, có nhiều thích nghi để giảm thiểu sự bốc hơi nước. Chuột túi Kanguru mất rất ít nước nên chúng có thể hồi phục 90% lượng nước mất đi chỉ bằng nước tạo ra do trao đổi chất, 10% còn lại lấy từ thức ăn. Khi nghiên cứu sự thích nghi của động vật với môi trường sa mạc, các nhà nghiên cứu sinh lý đã phát hiện thấy rằng nhờ các đặc tính hình thái đơn giản, chẳng hạn như lông lạc đà mà chúng có thể giữ được một lượng nước lớn.

– Biểu mô vận chuyển:

Vai trò chính của sự điều hòa thẩm thấu là duy trì thành phần của tế bào chất, song đa số động vật có thể duy trì các thành phần tế bào chất một cách gián tiếp thông qua điều hòa các thành phần của dịch nội môi. Côn trùng và các động vật khác có hệ tuần hoàn hở, chất dịch này gọi là dịch máu. Đối với động có xương sống và các động vật khác có hệ tuần hoàn kín, tế bào nằm giữa dịch gian bào được kiểm tra thông qua thành phần của máu. Sự duy trì thành phần dịch mô là tùy thuộc vào một số cấu trúc từ mức độ tế bào, mô cho tới mức cơ quan phức tạp như thận ở động vật có xương sống.

Đối với đa số động vật có nhiều dạng biểu mô vận chuyển khác nhau, đó là một lớp hoặc nhiều lớp tế bào biểu mô đặc biệt có chức năng điều hòa sự vận chuyển của các chất hòa tan cần thiết để duy trì áp suất thẩm thấu cũng như loại thải các chất dư thừa. Biểu mô vận chuyển kiểm tra sự vận chuyển các chất hòa tan đặc biệt với số lượng và chiều hướng xác định. Một số biểu mô vận chuyển thường tiếp xúc trực tiếp với môi trường ngoài, còn một số khác thì lót các ống nối với mặt ngoài qua một lỗ thoát. Như vậy, biểu mô vận chuyển tạo nên hàng rào ngăn cách giữa các mô và môi trường bao quanh. Các chất vận chuyển giữa cơ thể và môi trường bắt buộc phải đi qua màng tế bào có tính thấm chọn lọc của biểu mô vận chuyển.

Đối với đa số động vật, biểu mô vận chuyển tạo thành hệ thống ống phức tạp với diện tích rất lớn. *Ví dụ*, tuyến muối của các loài chim biển có chức năng loại thải NaCl dư thừa ra khỏi máu. Chim hải âu thường sống hàng tháng, hàng năm trên biển, thu nhận thức ăn và nước uống từ đại dương, chúng có thể uống nước biển vì chúng có tuyến muối ở mũi tiết ra chất dịch

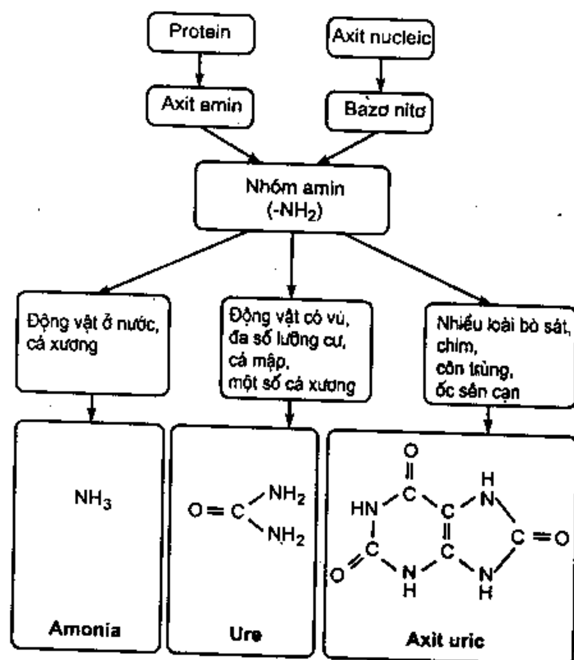
mặn hơn nước biển. Do đó, mặc dù chim uống nước biển sẽ thu nhận nhiều muối nhưng chim thu được số nước cần thiết. Trái lại, nếu chúng ta uống phải nước biển thì để loại bỏ được lượng muối dư thừa ra khỏi cơ thể, chúng ta phải uống lượng nước ngọt nhiều hơn so với lượng nước biển uống vào.

Cấu trúc phân tử của màng sinh chất chọn lọc các chất và hướng vận chuyển các chất hòa tan qua biểu mô vận chuyển. Ngược với tuyến bài tiết muối, biểu mô vận chuyển ở mang của cá nước ngọt sử dụng cơ chế vận chuyển chủ động để thu nhận muối từ môi trường nước vào máu. Biểu mô vận chuyển trong cơ quan bài tiết thường có hai chức năng: duy trì cân bằng nước và thải loại chất dư thừa của quá trình trao đổi chất.

2.4.3. Thải loại các chất dư thừa chứa nitơ

Đối với động vật, các chất dư thừa gây ảnh hưởng lên cân bằng nội môi. Quan trọng nhất là các sản phẩm chứa nitơ, là các sản phẩm do sự phân giải protein và axit nucleic. Khi cơ thể phân giải các đại phân tử này để lấy năng lượng hoặc chuyển hóa thành cacbohydrat và mỡ sẽ tạo nên amonia (NH_3) là một chất rất độc đối với cơ thể. Một số động vật bài tiết amonia trực tiếp, nhưng đa số loài thường chuyển hóa amonia thành những hợp chất khác ít độc hại hơn.

Động vật thường bài tiết chất dư thừa chứa nitơ ở ba dạng sau: amonia, ure và axit uric (hình 2.17).



Hình 2.17. **Các sản phẩm bài tiết chứa nitơ của động vật**

a) Amonia

Vì động vật chỉ chịu được nồng độ amonia loãng, cho nên khi bài tiết amonia cần phải tiêu phí rất nhiều nước để hòa tan chất này (amonia là chất hòa tan tốt trong nước). Do vậy, đó chính là phương thức bài tiết amonia thường thấy ở các động vật ở nước. Phân tử amonia dễ dàng đi qua màng sinh chất và dễ dàng khuếch tán vào môi trường nước xung quanh. Đối với đa số động vật không xương sống, sự bài tiết amonia xảy ra trên toàn bộ bề mặt cơ thể. Đối với cá, amonia được bài xuất ở dạng các ion amonium (NH_4^+) thông qua biểu mô của mang, còn thận chỉ bài tiết một lượng nhỏ các chất dư thừa chứa nitơ. Đối với cá nước ngọt, biểu mô ở mang thu nhận Na^+ từ nước để thải NH_4^+ giúp duy trì nồng độ Na^+ trong dịch cơ thể cao hơn so với nồng độ Na^+ ở môi trường ngoài.

b) Ure

Mặc dù sự bài tiết amonia ở động vật thủy sinh là bình thường, song lại không thích hợp lắm đối với các động vật sống trên cạn. Vì amonia rất độc nên nó chỉ được vận chuyển và bài tiết trong một lượng lớn dung dịch loãng, và đa số các động vật sống trên cạn và nhiều loài sống ở biển (có xu hướng mất nước ra môi trường do thẩm thấu) thường không có đủ nước để hòa tan amonia. Ngược lại, các loài động vật có vú, đa số lưỡng cư trưởng thành, cá mập, một số cá xương ở biển và rùa biển thường bài tiết ure, là một chất được tạo ra trong gan thông qua chu trình trao đổi chất kết hợp amonia với cacbon dioxyt. Hệ tuần hoàn vận chuyển ure đến cơ quan bài tiết là thận.

Ure là chất ít độc hơn amonia 100 nghìn lần, do đó cho phép động vật vận chuyển và tích trữ ure một cách an toàn với nồng độ cao. Hơn nữa, các động vật bài tiết ure có nhu cầu nước ít hơn so với các động vật bài tiết amonia vì lượng nước mất đi khi bài tiết nitơ dưới dạng ure là ít hơn khi bài tiết dưới dạng amonia.

Tuy nhiên, để bài tiết ure thì động vật phải tiêu tốn nhiều năng lượng để chuyển hóa amonia thành ure. Những động vật vừa sống trên cạn vừa sống dưới nước thì loại thải nitơ cả dưới dạng amonia (tiết kiệm năng lượng) và dưới dạng ure (giảm sự mất nước do bài tiết). Thực tế, nhiều loài lưỡng cư thường loại thải nitơ chủ yếu dưới dạng amonia khi chúng ở giai đoạn nòng nọc và khi trưởng thành, sống trên cạn thì chúng lại bài xuất nitơ dưới dạng ure.

c) Axit uric

Côn trùng, ốc sên cạn, nhiều bò sát, chim bài tiết nitơ chủ yếu dưới dạng axit uric. Cũng giống ure, axit uric ít độc hơn. Nhưng không giống amonia và ure, axit uric khó hòa tan trong nước và được bài tiết ở dạng đặc sệt với một lượng nước ít hơn và do đó, lượng nước mất đi ít hơn. Điều này

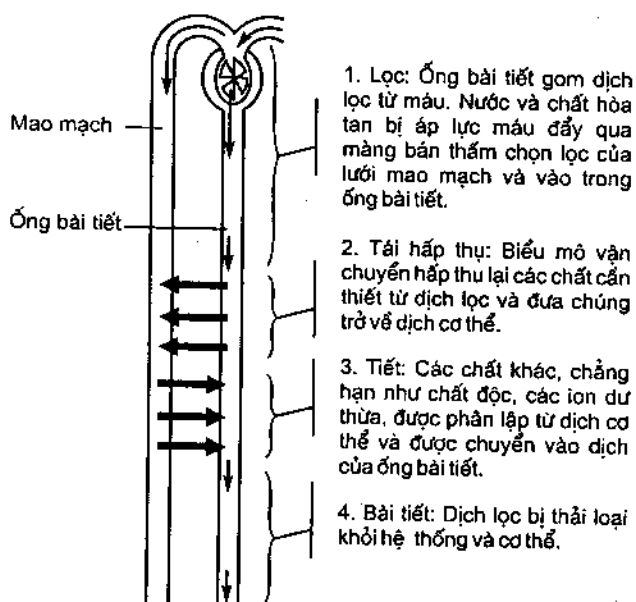
có lợi cho động vật vì cơ thể chúng mất ít nước hơn, song ngược lại chúng phải tiêu phí nhiều năng lượng để chuyển hóa amonia thành axit uric hơn là để chuyển hóa amonia thành ure.

Nói chung, sự bài tiết các sản phẩm nitơ tùy thuộc vào loài động vật và môi trường sống của chúng. *Ví dụ*, các loài rùa cạn sống ở nơi khô thường bài tiết axit uric, còn các loài rùa ở nước thì bài tiết amonia và ure. Đối với một số loài, các cá thể có thể chuyển đổi dạng chất bài tiết tùy theo điều kiện môi trường. *Ví dụ*, một số loài rùa bình thường bài tiết ure sẽ chuyển sang bài tiết axit uric khi nhiệt độ tăng cao và thiếu nước. Lượng sản phẩm chứa nitơ được bài tiết luôn kéo theo sự tiêu phí năng lượng và tùy thuộc vào loại thức ăn mà động vật tiêu thụ. Đối với động vật đẳng nhiệt ăn nhiều thức ăn hơn thì bài tiết nhiều sản phẩm chứa nitơ hơn trên một đơn vị thể tích so với động vật biến nhiệt. Các động vật ăn thịt tạo nhiều năng lượng từ thức ăn protein, do đó bài tiết nhiều sản phẩm nitơ hơn so với động vật tạo nguồn năng lượng chủ yếu từ lipit hoặc cacbohydrat.

2.4.4. Cơ quan bài tiết

a) Quá trình bài tiết

Mặc dù hệ bài tiết ở các động vật khác nhau là khác nhau, nhưng sự sản sinh dịch nước tiểu là một quá trình giống nhau và bao gồm nhiều giai đoạn (hình 2.18).



***Hình 2.18.* Chức năng của hệ bài tiết. Sơ đồ hệ bài tiết động vật có xương sống**

– *Giai đoạn lọc*. Dịch cơ thể (máu, dịch thể xoang, dịch bạch huyết) được tập trung và được lọc qua màng thẩm thấu của lớp biểu mô vận chuyển. Các tế bào máu cũng như các phân tử lớn như protein được giữ lại trong máu còn nước và các chất hòa tan bé (muối, đường, axit amin, sản phẩm dư thừa chứa nitơ) được lọc vào trong ống của hệ bài tiết. Chất dịch có trong ống bài tiết được gọi là dịch lọc.

– *Giai đoạn tái hấp thu*. Vì trong dịch lọc còn chứa nhiều chất cần thiết cho nên chúng cần được tái hấp thu lại. Bằng cơ chế vận chuyển chủ động các chất như glucoz, một số axit amin, một số muối, v.v... được đưa trở lại dịch cơ thể. Các chất không cần thiết hoặc độc hại được giữ lại trong dịch lọc để tiếp tục xử lý.

– *Giai đoạn chế tiết*. Các sản phẩm không cần thiết (một số muối, các chất độc) được tiếp tục hấp thu bằng cơ chế chủ động vào dịch lọc. Nước cũng được hấp thu hoặc tái hấp thu vào hoặc ra khỏi dịch lọc.

– *Giai đoạn bài tiết*. Dịch lọc được gom vào các ống tiết và được bài xuất ra ngoài cơ thể.

b) Cấu tạo và hoạt động của hệ bài tiết

Tuy ở các động vật khác nhau, hệ bài tiết có cấu tạo khác nhau nhưng chúng đều dựa trên nguyên tắc tập hợp một mạng lưới ống phức tạp (được gọi là thận) với diện tích trao đổi chất lớn để có thể lọc và vận chuyển nước, các chất hòa tan và các sản phẩm dư thừa.

– *Nguyên thận* (protonephridia):

Giun dẹt có hệ bài tiết đơn giản gọi là nguyên thận. Nguyên thận gồm một mạng lưới ống kín một đầu (không có lỗ mở vào trong cơ thể). Các ống nhỏ được phân nhánh khắp cơ thể và mỗi một nhánh nhỏ nhất được tận cùng bằng một tế bào, được gọi là *tế bào ngọn lửa*. Tế bào ngọn lửa chứa một túm lông hướng vào lòng ống. Túm lông này vận động giống như ngọn lửa. Sự chuyển động của túm lông làm cho nước và chất hòa tan trong dịch mô được lọc qua tế bào ngọn lửa để vào trong hệ thống ống. Khi dịch lọc (nước tiểu) đầy ống sẽ được thải qua lỗ thận. Nước tiểu mà giun dẹt nước ngọt tiết ra rất loãng, giúp tạo sự cân bằng thẩm thấu với nước của môi trường. Các ống này sẽ hấp thụ phần lớn chất hòa tan trước khi nước tiểu được bài xuất.

Hệ thống tế bào ngọn lửa của giun dẹt nước ngọt có chức năng chủ yếu là điều hòa thẩm thấu; phần lớn các chất dư thừa trong chuyển hóa được khuếch tán qua bề mặt cơ thể của con vật, hoặc được bài xuất trong xoang tuần hoàn - tiêu hóa và được bài tiết qua miệng. Tuy nhiên, đối với một số giun dẹt ký sinh, cơ thể của chúng là đẳng trương so với môi trường thể dịch của vật chủ thì nguyên thận có chức năng chủ yếu là bài tiết các sản phẩm

nitơ. Nguyên thận còn tìm thấy ở nhiều động vật khác như luân trùng, một số giun đốt, ấu trùng thân mềm và cá lưỡng tiêm.

– *Trung thận* (metanephridia):

Khác với nguyên thận, trung thận là hệ thống ống bài tiết có lỗ mở vào dịch cơ thể để thu gom được nhiều dịch. Trung thận thường có ở đa số giun đốt, kể cả giun đất. Mỗi đốt của giun đều chứa một đôi trung thận gồm các ống nằm trực tiếp trong dịch thể xoang và được bao bởi lưới mao mạch. Mỗi trung thận có lỗ mở và lỗ được bao đầy lông, được gọi là miệng thận. Dịch cơ thể đi qua miệng thận vào trong hệ thống ống thận và được tích trữ trong bóng đái và bài tiết ra ngoài qua lỗ thận. Trung thận của giun đất có hai chức năng là bài tiết và điều hòa thẩm thấu. Khi nước tiểu chuyển dịch theo lòng ống, đa số các chất hòa tan được tái hấp thu qua lớp biểu mô vận chuyển của ống thận trở lại máu trong mao mạch. Các sản phẩm dư thừa chứa nitơ được giữ lại trong ống thận và được bài tiết ra ngoài. Giun đất sống ở những nơi ẩm ướt thường thu nhận nước nhờ thẩm thấu qua da. Trung thận có vai trò giữ cân bằng nước bằng cách bài tiết nước tiểu loãng.

– *Các ống thận Malpighi.* Côn trùng và các loài chân khớp ở cạn khác có cơ quan bài tiết gọi là ống thận Malpighi có chức năng bài tiết các sản phẩm nitơ cũng như chức năng điều hòa thẩm thấu. Các ống Malpighi mở thông với ống tiêu hóa, còn đầu kia bịt kín và nằm trong huyết dịch của cơ thể. Các ống thận hấp thu một số chất hòa tan kể cả các chất chứa nitơ từ huyết dịch vào lòng ống và bài tiết ra ngoài. Nước theo các chất hòa tan vào lòng ống thận qua thẩm thấu và được chuyển vào trực tràng. Tại trực tràng, đa số chất hòa tan được tái hấp thu trở về huyết dịch. Nước cũng được hấp thu lại và chỉ có các sản phẩm chứa nitơ ở dạng axit uric không hòa tan được bài tiết ra ngoài cùng phân. Cơ chế giữ nước hiệu quả của hệ bài tiết ở côn trùng là một trong những đặc điểm thích nghi quan trọng đối với đời sống trên cạn.

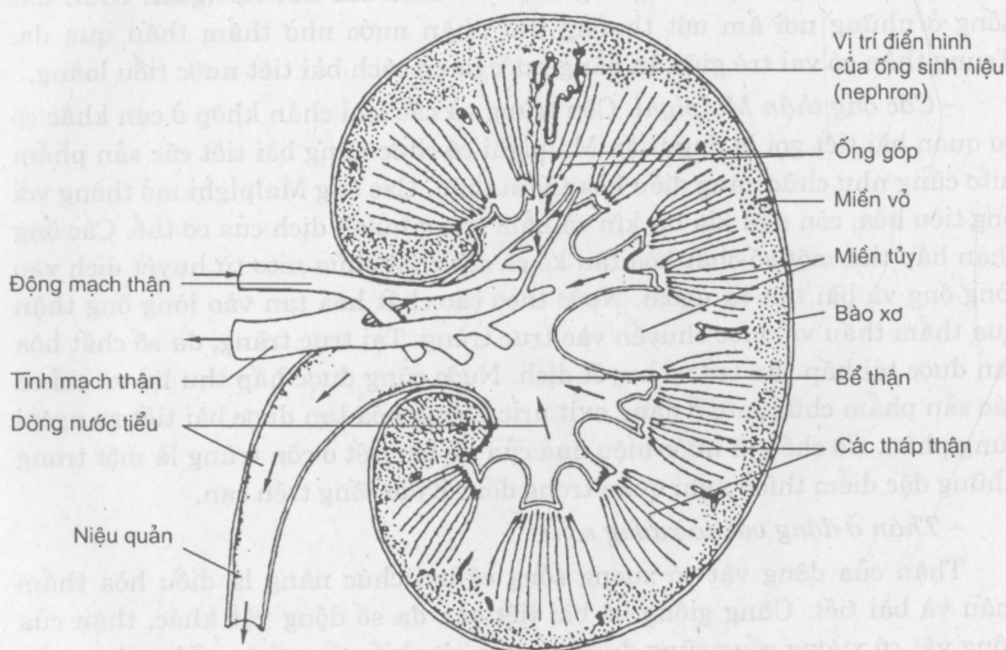
– *Thận ở động vật có xương sống:*

Thận của động vật có xương sống có hai chức năng là điều hòa thẩm thấu và bài tiết. Cũng giống hệ bài tiết của đa số động vật khác, thận của động vật có xương sống cũng được cấu tạo từ nhiều ống thận. Cá miệng tròn là động vật có dây sống nguyên thủy có thận phân đốt gồm các ống tiết có cấu tạo giống với tổ tiên phân đốt của động vật có xương sống. Tuy nhiên, thận của đa số động vật có xương sống là cơ quan chắc, không phân đốt, chứa nhiều ống thận sắp xếp có trật tự. Mạng lưới mao mạch chỉ liên kết với một phần của ống thận, còn các phần khác của ống có nhiệm vụ tạo nên nước tiểu để bài xuất ra khỏi cơ thể. Ta lấy *ví dụ* về thận của người để nghiên cứu cấu trúc thận của động vật có xương sống. Đối với các lớp có xương sống khác nhau, thận của chúng được tiến hóa thích nghi với môi trường sống.

c) Thận của động vật có vú

Hệ tiết niệu của động vật có vú gồm hai quả thận và các phần phụ khác. Hai quả thận nằm ở hai bên cột sống. Thận người có hình hạt đậu, dài khoảng 10cm và rộng khoảng 7cm. Chúng được bao phủ bởi một lớp mỡ và dính lỏng lẻo với thành lưng bằng mô liên kết.

Lớp vỏ ngoài của quả thận cắt dọc có màu đỏ sẫm, còn phía trong là lớp tủy có màu nhạt hơn, vùng bể thận có màu trắng. Bể thận là nơi chứa nước tiểu đổ về từ hàng ngàn ống góp nằm ở vùng tháp thận. Một quả thận của người có ít nhất một triệu ống sinh niệu hay nephron với tổng chiều dài đạt tới 80km. Nhiều nephron đổ vào một ống góp chung. Nước tiểu từ thận chảy qua niệu quản vào bàng quang và cuối cùng được thải ra ngoài qua niệu đạo. Toàn bộ hệ thống ống dẫn nối với nhau từ ống sinh niệu cho tới khi ra bên ngoài được gọi là đường tiết niệu (hình 2.19).

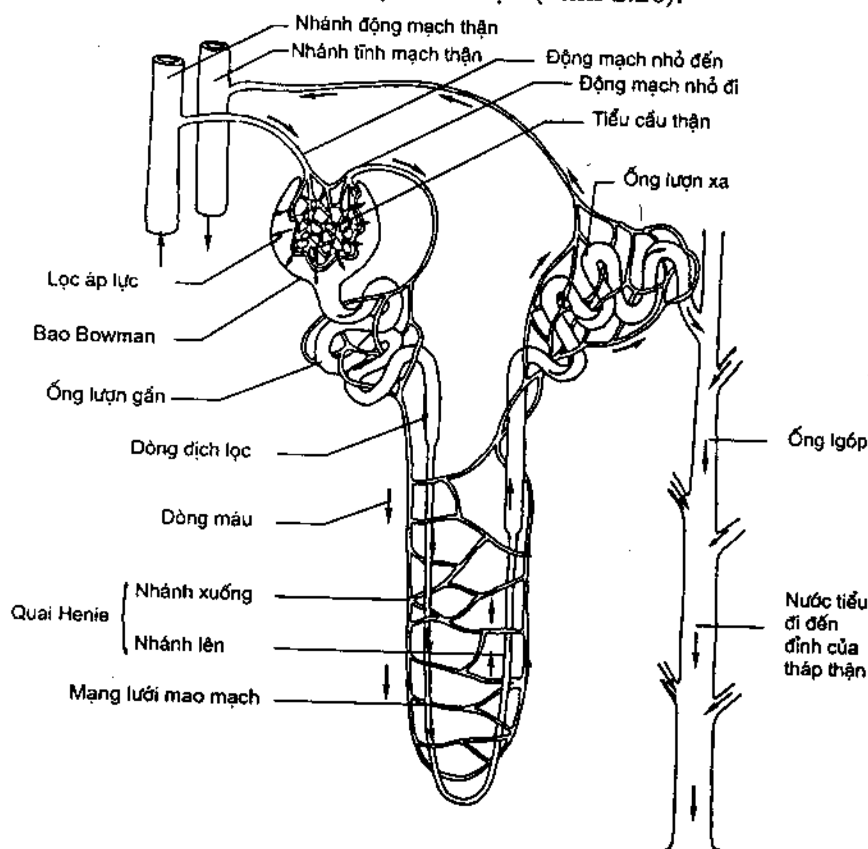


Hình 2.19. **Cấu trúc của thận người**

Các ống nephron là những đơn vị chức năng của thận. Khu vực đầu tiên của mỗi nephron nằm ở vùng vỏ thận và bao gồm một cấu trúc hình chén gọi là bao Bowman bao quanh bởi một mạng lưới mao mạch dày đặc gọi là cầu thận. Cầu thận nhận máu dưới áp lực cao từ một nhánh của động mạch thận và dịch lỏng từ dòng máu bị đẩy vào bao Bowman nhờ quá trình gọi là lọc áp lực hay siêu lọc. Sở dĩ áp lực lọc cao là do: *thứ nhất*, động mạch

thận phân nhánh trực tiếp từ động mạch chủ nên máu chảy đến thận với một áp lực khá cao; *thứ hai*, tiểu động mạch ly tâm rời mỗi cầu thận có thể co lại, do vậy nó trở nên hẹp hơn động mạch hướng tâm và tạo nên một cái "cổ chai" đối với dòng máu. Hiện tượng này tạo nên một áp lực cực đại ở bên trong cầu thận chứ không phải phía sau cầu thận.

Quá trình di chuyển của dịch lỏng vào trong lòng ống sinh niệu được trợ giúp bởi sự sắp xếp đặc biệt của các tế bào ở chỗ nối giữa tế bào biểu mô của bao Bowman và tế bào nội mô của mao mạch. Các tế bào nội mô của mao mạch có nhiều lỗ nhỏ li ti cho phép máu chảy vào tiếp xúc trực tiếp với lớp màng đáy ở bên dưới. Lớp màng này là hàng rào chắn duy nhất giữa máu và khoang nephron, song các tế bào biểu mô hay còn gọi là các tế bào có chân giả (podocytes) vẫn cho các chất siêu lọc đi qua. Màng đáy hoạt động như một hàng rào chắn chọn lọc, chỉ cho nước và các chất hòa tan có khối lượng phân tử dưới 68000 Dalton đi qua. Do đó, tất cả các thành phần của huyết tương đều có thể đi qua màng đáy trừ các phân tử protein và tạo thành một thứ dịch gọi là dịch lọc cầu thận (hình 2.20).



Hình 2.20. **Cấu trúc của một nephron**

Bảng 2.4. Lượng nước và các chất hòa tan trong huyết tương so với trong dịch lọc cầu thận và nước tiểu trong vòng 24 giờ

Các chất	Lượng trong 180 lít huyết tương	Lượng trong dịch lọc cầu thận/ngày	Lượng tái hấp thu/ngày	Lượng trong nước tiểu/ngày
Nước (lít)	180	180	178 - 179	1 - 2
Các chất hòa tan (gam)				
Các protein	7000 - 9000	10 - 20	10 - 20	0
Natri (Na^+)	540	540	537	3
Clo (Cl^-)	630	630	625	5
Hydrocacbon	(HCO_3^-) 300	300	299,7	0,3
Glucoz	180	180	180	0
Ure	53	53	28	25
Kali (K^+)	28	28	24	4
Axit uric	8,5	8,5	7,7	0,8
Creatin	1,4	1,4	0	0

Bảng 2.4 cho thấy nước và nhiều chất hòa tan trong dịch lọc cầu thận được tái hấp thu trở lại vào huyết tương của máu. Khoảng 1% lượng nước huyết tương bị thải qua nước tiểu cùng các chất dư thừa và độc hại.

2.4.5. Vai trò của hệ đệm trong điều hòa pH của nội môi

Sự thay đổi pH của nội môi dù rất nhỏ cũng có thể gây nên những biến đổi lớn đối tế bào, nên cần phải có sự điều hòa pH của nội môi (tức là điều hòa cân bằng axit - bazơ). Đối với con người, độ pH trung bình của máu dao động trong khoảng 7,35 - 7,45. Hệ thống đệm giúp duy trì độ pH nội môi tương đối ổn định, bảo đảm mọi hoạt động sống của tế bào.

Chất đệm là chất có khả năng lấy đi ion H^+ hoặc ion OH^- khi các ion này xuất hiện trong môi trường nội môi và làm cho pH của môi trường thay đổi rất ít.

Trong cơ thể có các hệ đệm chủ yếu là hệ đệm bicacbonat, hệ đệm photphat và hệ đệm proteinat.

– Hệ đệm bicacbonat $NaHCO_3/H_2CO_3$ (hay HCO_3^-/CO_2)

Đây là hệ đệm không có khả năng đệm tối đa nên không phải là hệ đệm tối ưu. Tuy nhiên, hệ đệm bicacbonat vẫn đóng vai trò quan trọng vì nồng độ của cả hai thành phần của hệ đệm đều có thể được điều chỉnh và tốc độ điều chỉnh pH của hệ đệm này rất nhanh:

+ Nồng độ CO_2 được phổi điều chỉnh.

+ Nồng độ bicacbonat được thận điều chỉnh.

– Hệ đệm photphat: Na_2HPO_4/NaH_2PO_4 ($HPO_4^{2-}/H_2PO_4^-$)

Hệ đệm này đóng vai trò đệm quan trọng trong dịch ống thận và photphat tập trung nhiều ở ống thận, nên nó có khả năng đệm tối đa ở vùng này. Tuy nhiên, nồng độ hệ đệm photphat chỉ bằng 1/6 hệ đệm bicacbonat nên không có vai trò quan trọng trong điều chỉnh pH của nội môi nói chung.

– Hệ đệm proteinat: Các protein của hệ đệm có các gốc axit tự do –COOH có khả năng phân ly thành $-COO^-$ và H^+, đồng thời cũng có gốc kiềm $-NH_3OH$ phân ly thành NH_3^+ và OH^-. Do đó, protein có thể hoạt động như những hệ thống đệm để điều chỉnh cả độ axit hoặc bazơ tùy môi trường ở thời điểm đó. Hệ đệm proteinat là một đệm mạnh của cơ thể.

2.4.6. Vai trò của gan trong sự chuyển hóa các chất

Gan có vai trò quan trọng trong điều chỉnh nồng độ các thành phần chất có trong huyết tương được ổn định, đặc biệt là nồng độ glucoz và protein huyết tương.

– Điều hòa glucoz huyết tương (điều hòa đường huyết):

Sau bữa ăn, gan nhận nhiều glucoz từ tĩnh mạch cửa gan. Lượng glucoz tăng lên sẽ được gan điều chỉnh bằng cách biến đổi thành glicogen. Glicogen được dự trữ trong gan và cơ. Phần glucoz dư thừa sẽ được chuyển thành mỡ và được chuyển tới dự trữ trong các mô mỡ. Sự điều chỉnh này đảm bảo cho nồng độ glucoz trong máu duy trì tương đối ổn định.

Sau khi thức ăn đã tiêu hóa hết, sự tiêu thụ năng lượng cho hoạt động của các cơ quan làm lượng glucoz máu có xu hướng giảm, nên sẽ được gan bù đắp bằng cách chuyển hóa glicogen dự trữ thành glucoz. Đồng thời gan cũng tạo ra những phân tử glucoz mới từ các hợp chất hữu cơ khác như axit lactic được giải phóng từ cơ và glixerol được sản sinh từ quá trình phân hủy mỡ, đôi khi từ các axit amin. Tham gia vào điều hòa glucoz của gan có các hoocmon insulin và glucagon do tuyến tụy tiết ra và các hoocmon cortizol, adrenalin do tuyến trên thận tiết ra.

Bệnh tiểu đường: Bệnh này còn được gọi là đái tháo đường, có nguyên nhân là do sự thiếu hụt hoocmon insulin, do đó glucoz trong máu không được chuyên chở vào tế bào. Kết quả là trong máu tích quá nhiều glucoz (hàm lượng glucoz trong máu người bệnh lên đến 800mg/100ml máu so với mức bình thường là 80 - 110mg/100ml). Ngoài hàm lượng glucoz trong máu cao, các triệu chứng khác gồm: có glucoz trong nước tiểu, đi tiểu nhiều và hay khát nước, giảm thể trọng vì phải dùng mỡ thay glucoz để lấy năng lượng. Nếu không chữa trị có thể dẫn tới hủy hoại các mạch máu nhỏ và mao mạch.

Phân biệt hai loại bệnh tiểu đường: tip I và tip II.

Tiểu đường tip I còn gọi là tip trẻ hay tip phụ thuộc insulin, thường

xuất hiện và phát triển trong giai đoạn thiếu niên (từ 10 đến 16 tuổi) khi các tế bào beta của đảo tụy ngưng tiết insulin. Bệnh nhân hàng ngày phải tiêm insulin và có chế độ ăn uống đặc biệt. Tiểu đường tip I chỉ có ở khoảng 10% số bệnh nhân bị tiểu đường. Bệnh có thể do hiện tượng tự miễn dịch gây hủy hoại tế bào beta.

Tiểu đường tip II (chiếm 90%) là bệnh của người lớn trên tuổi 40 và là tip không phụ thuộc insulin. Hàm lượng insulin chế tiết không bị thiếu nhưng tế bào đích thiếu thụ quan màng đối với insulin, do đó insulin không phát huy được tác dụng. Chữa trị bệnh tiểu đường tip II không cần tiêm insulin, mà chủ yếu cần kiểm soát chế độ ăn uống, luyện tập và duy trì thể trọng thích hợp. Tiểu đường tip II có liên quan đến di truyền và gia đình.

Vì bệnh tiểu đường gây hủy hoại mạch máu và dây thần kinh ngoại biên nên người bị bệnh này có nguy cơ bị đột quỵ tim gấp 2 lần, bị bệnh thận gấp 17 lần, bị mù gấp 25 lần và bị ung thư gấp 10 lần so với người bình thường.

– Điều hòa protein trong huyết tương:

Do đa số các dạng protein trong huyết tương như fibrinogen, các globulin và albumin được sản sinh và bị phân hủy trong gan nên gan có thể điều hòa nồng độ của chúng. Albumin là một loại protein có nhiều nhất trong số các protein huyết tương. Albumin có tác dụng như một hệ đệm và giữ vai trò đặc biệt quan trọng trong việc làm tăng áp suất thẩm thấu của huyết tương cao hơn so với áp suất thẩm thấu của dịch mô, giúp giữ nước và giúp cho các dịch mô thấm trở lại máu. Nếu rối loạn chức năng gan, protein huyết tương giảm, áp suất thẩm thấu giảm, nước bị ứ lại trong các mô sẽ gây nên hiện tượng phù nề.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Liệt kê nhu cầu dinh dưỡng của người về axit amin, vitamin và chất khoáng.

2. Trình bày quá trình tiêu hóa hóa học trong xoang miệng và ống tiêu hóa.

3. Nêu các đặc điểm thích nghi của cơ quan tiêu hóa ở động vật ăn thịt và động vật ăn cỏ.

4. Mô tả con đường trao đổi O_2 và vận chuyển của O_2 từ không khí đến ty thể của tế bào. Phân biệt hô hấp ngoài với hô hấp tế bào.

5. So sánh các phương thức trao đổi khí ở động vật.

6. Vẽ sơ đồ so sánh hệ tuần hoàn kín và hệ tuần hoàn hở. Hệ tuần hoàn của cá, lưỡng cư, bò sát, có vú. Nêu các đặc điểm tiến hóa.

7. Liệt kê các yếu tố tế bào máu và vai trò của chúng.

8. Vẽ sơ đồ tim người và cơ chế hoạt động của tim.

9. Nêu các cơ chế điều hòa áp suất thẩm thấu ở động vật.

10. Vẽ sơ đồ nephron và nguyên tắc lọc nước tiểu.

PHẦN HAI
TÍNH CẢM ỨNG CỦA CƠ THỂ

Chương 3
TÍNH CẢM ỨNG Ở THỰC VẬT

Mục tiêu:

– Trình bày được con đường thu nhận, truyền đạt tín hiệu và đáp ứng kích thích ở thực vật.

– Liệt kê được các dạng cảm ứng ở thực vật.

– Phân biệt được vận động hướng động và vận động cảm ứng.

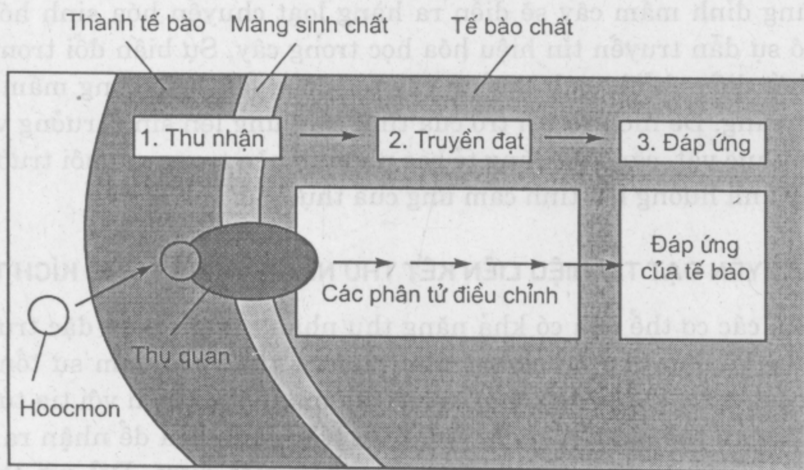
– Trình bày được cơ chế các phản ứng stress đối với môi trường ở thực vật.

Thực vật bám vào đất và không di chuyển như động vật nhưng luôn phản ứng với thay đổi của môi trường bằng cách riêng của mình. *Ví dụ*: Cây nảy mầm có tính cảm ứng với ánh sáng về hướng, cường độ và màu sắc. Sau khi thu nhận và tổng hợp những thông tin này về ánh sáng, trong các tế bào ở vùng đỉnh mầm cây sẽ diễn ra hàng loạt chuyển hóa sinh hóa phức tạp và có sự dẫn truyền tín hiệu hóa học trong cây. Sự biến đổi trong phân bố các chất điều chỉnh sinh trưởng gây tác động làm uốn cong mầm cây về phía ánh sáng. Để hiểu rõ vai trò của tính cảm ứng lên sinh trưởng và phát triển của thực vật, cần làm sáng tỏ các nhân tố bên trong và môi trường bên ngoài gây ảnh hưởng lên tính cảm ứng của thực vật.

3.1. SỰ TRUYỀN ĐẠT TÍN HIỆU LIÊN KẾT THU NHẬN VÀ ĐÁP ỨNG KÍCH THÍCH

Tất cả các cơ thể đều có khả năng thu nhận các tín hiệu đặc trưng của môi trường và đáp ứng lại chúng theo phương thức bảo đảm sự tồn tại và sinh sản của loài. *Ví dụ*: Mắt ong có các thụ quan nhạy cảm với tia tử ngoại, do đó chúng có thể phân biệt các dấu hiệu trên cánh hoa để nhận ra hoa có mật, trong lúc mắt chúng ta không thể nhận biết được. Đối với thực vật cũng vậy, tế bào thực vật có các thụ quan có khả năng nhận biết các thay đổi quan trọng của môi trường, đặc biệt là sự thay đổi trong nồng độ các hoocmon sinh trưởng, sự tổn thương của lá do sâu bệnh hoặc sự thay đổi độ dài của ngày khi mùa đông đến. Đối với kích thích cần phải đáp ứng thì các thụ quan có trong tế bào sẽ thu nhận kích thích đó. Khi thu nhận được kích

thích, thụ quan sẽ phát động hàng loạt phản ứng sinh hóa để truyền đạt thông tin từ khâu nhận đến khâu đáp ứng kích thích. Thực vật rất nhạy cảm với nhiều loại kích thích và đáp ứng lại bằng nhiều *con đường truyền đạt thông tin*. *Ví dụ*: một củ khoai tây bị bỏ quên ở góc bếp: Củ khoai tây là biến đổi của phần thân ở dưới đất có chứa các mầm từ đó có thể phát triển thành cây, nhưng trong góc bếp tối cây mọc khác với cây mọc trong tự nhiên. Chúng có thân rất yếu, lá xoăn trắng ợt, và rễ không phát triển. Sự thích nghi hình thái với sự phát triển trong tối được gọi là "úa nhạt" (etiolation). Đây là giai đoạn mà cây khoai tây non trong thiên nhiên sẽ phải trải qua khi phát triển trong đất tối liên tục. Trong trạng thái như vậy, lá bị đất cản trở sẽ bị hỏng một khi mầm mọc ra khỏi đất, bởi vì lá không thể phát triển trong đất. Nước bay hơi từ củ khoai nằm dưới đất ít nên không cần nhiều nước do đó bộ rễ chưa cần phát triển. Hơn nữa, năng lượng tiêu thụ cho sản sinh clorophyl là không cần thiết vì cây chưa quang hợp. Thay vào đó, củ khoai tây mọc mầm trong tối sẽ tập trung năng lượng cho sự kéo dài của thân. Thân kéo dài sẽ xuyên vỡ đất để vươn ra không khí trước khi các chất dự trữ dinh dưỡng trong củ chưa kịp tiêu thụ hết. Khi đưa mầm khoai ra ánh sáng thì cây sẽ chịu nhiều biến đổi được gọi là "giải úa nhạt" (hóa xanh). Tốc độ kéo dài của thân giảm, lá mở ra, rễ dài thêm và sản sinh clorophyl. Như vậy, sự đáp ứng giải úa nhạt là một *ví dụ* về con đường thu nhận tín hiệu (ánh sáng), truyền đạt tín hiệu và đáp ứng lại tín hiệu hóa xanh của các tế bào thực vật (hình 3.1).



Hình 3.1. **Sơ đồ con đường truyền đạt thông tin**

3.1.1. Sự thu nhận tín hiệu

Kích thích ở dạng tín hiệu đầu tiên được cây thu nhận nhờ các thụ quan protein. Những thụ quan này sẽ biến đổi hình thù khi đáp ứng các tín

hiệu đặc trưng. Trong hiện tượng giải úa nhạt, thụ quan ở dạng phytocrom - một loại thụ quan ánh sáng. Không khu trú trong màng sinh chất như các thụ quan khác, phytocrom hoạt động trong tế bào chất. Nhiều nghiên cứu tiến hành trên cà chua (một loài gần với khoai tây) đã chứng minh rằng phytocrom đóng vai trò giải úa nhạt. Cây cà chua đột biến *aurea* (màu vàng) có lượng phytocrom thấp hơn so với cây cà chua bình thường. Chúng hóa xanh ít hơn cây cà chua dại khi để ngoài ánh sáng. Các cây đột biến bị thiếu hụt clorophyl cũng như carotenoit. Các nhà nghiên cứu đã tiến hành gây hiện tượng đáp ứng giải úa nhạt bằng cách tiêm phytocrom vào tế bào lá của các cây cà chua đột biến aurea và để chúng ngoài ánh sáng. Những thí nghiệm đó chứng minh rằng phytocrom có vai trò nhạy cảm với ánh sáng trong suốt quá trình giải úa nhạt.

3.1.2. Sự truyền đạt tín hiệu (transduction)

Các thụ quan tế bào rất nhạy cảm với các tín hiệu hóa học cũng như tín hiệu khác của môi trường. Một số đáp ứng giải úa nhạt được kích hoạt bởi ánh sáng có cường độ vô cùng yếu. *Ví dụ*: cường độ sáng của ánh trăng trong vài giây cũng đủ làm chậm độ dài của thân trong giai đoạn nảy mầm của cây yến mạch trong bóng tối. Những tín hiệu yếu như vậy được khuếch đại lên bằng cách nào và các tín hiệu được truyền đạt thành đáp ứng đặc trưng của cây như thế nào?

Tế bào đã sản sinh ra *chất thông tin thứ hai* (second messengers) là những chất hóa học bé được dùng để khuếch đại và truyền đạt tín hiệu từ thụ quan đến các protein và enzym khác có tác dụng đáp ứng lại kích thích. *Ví dụ*, trong trường hợp giải úa nhạt, mỗi phân tử phytocrom được hoạt hóa có thể kích thích tế bào sản sinh ra hàng trăm phân tử thông tin thứ hai. Mỗi phân tử này sẽ hoạt hóa hàng trăm phân tử enzym đặc trưng. Bằng cơ chế như vậy, chất thông tin thứ hai sẽ giúp khuếch đại nhanh chóng tín hiệu qua con đường truyền đạt thông tin. Ta sẽ thấy rõ điều này trong hiện tượng giải úa nhạt. Ánh sáng tác động làm thay đổi thù hình của phytocrom, dẫn đến làm gia tăng lượng chất thông tin thứ hai là GMP vòng (cGMP) và Ca^{2+}. Sự thay đổi nồng độ GMP vòng dẫn đến thay đổi nồng độ ion trong tế bào do sự hoạt hóa của các kênh ion. GMP vòng cũng hoạt hóa các enzym kinaza. Đến lượt mình enzym kinaza hoạt hóa nhiều enzym khác bằng sự photphorin hóa (gắn nhóm photphat vào một vùng đặc biệt của enzym). Nếu người ta tiêm GMP vòng vào trong tế bào lá của cây cà chua đột biến aurea sẽ xảy ra đáp ứng giải úa nhạt kể cả nếu không cho thêm phytocrom. Sự thay đổi nồng độ Ca^{2+} trong bào tương cũng đóng vai trò quan trọng trong việc truyền đạt thông tin từ phytocrom. Bình thường nồng độ Ca^{2+} trong bào tương thấp (10^{-7}M) nhưng việc hoạt hóa phytocrom làm

mở kênh Ca^{2+} do đó dẫn đến nồng độ Ca^{2+} trong bào tương tăng lên gấp hàng trăm lần. Giống như GMP vòng, ion Ca^{2+} gây hoạt hóa các kênh ion và các enzym kinaza.

3.1.3. Đáp ứng

Nói chung, một con đường truyền đạt tín hiệu có thể điều chỉnh một hoặc nhiều hoạt động của tế bào. Trong đa số trường hợp, sự đáp ứng như thế đối với kích thích là do sự gia tăng hoạt tính của enzym. Có hai cơ chế chính làm tăng hoạt tính enzym. Cơ chế thứ nhất là do sự kích hoạt phiên mã mARN để tổng hợp enzym (điều chỉnh phiên mã). Cơ chế thứ hai là do sự hoạt hóa các phân tử enzym (điều chỉnh sau dịch mã).

a) Điều chỉnh phiên mã

Các nhân tố phiên mã bám trực tiếp vào các miền đặc trưng của phân tử ADN và kiểm tra sự phiên mã của nhiều gen đặc trưng. Trong trường hợp của phytocrom kích thích sự giải úa nhạt, do sự đáp ứng với điều kiện ánh sáng thích hợp, có nhiều nhân tố phiên mã được hoạt hóa qua sự photphorin hóa. Sự hoạt hóa của các nhân tố phiên mã này tùy thuộc vào GMP vòng hoặc Ca^{2+}.

Sự hoạt hóa phiên mã có thể xảy ra theo cách dương tính (tăng cường sự phiên mã), hoặc âm tính (giảm thấp sự phiên mã). *Ví dụ*: Đối với cây *Arabidopsis* đột biến khi sinh trưởng trong tối sẽ có hình dạng giống cây sinh trưởng trong ánh sáng tuy có màu nhạt. Thể đột biến này là do sai lệch trong nhân tố phiên mã âm dẫn tới ức chế sự hoạt hóa của các gen khác mà bình thường chúng được hoạt hóa do ánh sáng. Khi các nhân tố âm bị triệt tiêu do đột biến thì các gen bị ức chế sẽ trở nên hoạt động bình thường. Vì vậy, các thể đột biến sinh trưởng giống như kiểu sinh trưởng trong ánh sáng cho dù có màu nhạt.

b) Điều chỉnh sau dịch mã

Mặc dù sự tổng hợp các protein mới bởi sự phiên mã và dịch mã là rất quan trọng đối với quá trình giải úa nhạt, song sự biến đổi sau dịch mã của các protein sẵn có cũng không kém phần quan trọng. Đa số sự biến đổi của các protein cần có là sự photphorin hóa. Nhiều chất thông tin thứ hai như là GMP vòng và các thụ quan như là một số dạng thụ quan của phytocrom, có tác dụng hoạt hóa trực tiếp các enzym kinaza. Bình thường, một enzym kinaza sẽ bị photphorin hóa bởi một enzym khác và đến lượt mình nó lại photphorin hóa các enzym khác. Dây chuyền enzym kinaza có thể dẫn đến làm hoạt hóa gen (thường thông qua sự photphorin hóa các nhân tố phiên mã). Bằng cơ chế như vậy, nhiều con đường dẫn truyền tín hiệu điều chỉnh tối ưu sự tổng hợp các protein mới bằng cách đóng hoặc mở các gen đặc thù.

Một khi không còn tín hiệu kích thích đầu tiên thì con đường tín hiệu lại có tác dụng đóng gen. *Ví dụ*: Điều gì xảy ra nếu ta bỏ củ khoai tây vào chạn bát (không có ánh sáng)? Khi đó, các enzym photphataza là enzym giải photpho cho các protein sẽ tham gia quá trình đóng gen này. Hoạt động của tế bào luôn phụ thuộc vào sự cân bằng hoạt động của các enzym kinaza và photphataza.

c) Các protein giải úa nhạt (làm xanh hóa)

Trong quá trình giải úa nhạt, loại protein nào được tổng hợp mới hoặc loại nào được hoạt hóa bởi sự photphorin hóa? Nhiều loại protein là các enzym tham gia trực tiếp trong quá trình quang hợp, những loại protein khác tham gia vào việc cung cấp các tiền chất hóa học cần thiết cho sự sản sinh clorophyl. Ngoài ra còn có những protein gây ảnh hưởng đến nồng độ hoocmon điều hòa sinh trưởng trong cây. Ví dụ, nồng độ của hai loại hoocmon là auxin và brastinosteroid, chúng có tác dụng làm giảm sự kéo dài thân cây sau khi phytocrom được hoạt hóa. Điều đó giải thích cho sự ngắn lại của thân kèm theo sự giải úa nhạt. Mỗi một hoocmon thực vật cũng như các kích thích của môi trường đều hoạt hóa một hoặc nhiều con đường truyền đạt tín hiệu tương đối phức tạp. Bằng kỹ thuật sinh học phân tử và sử dụng các thể đột biến, người ta có thể xác định các con đường dẫn truyền tín hiệu khác nhau. Trong đó, đầu tiên phải kể đến các tín hiệu hóa học là những hoocmon có tác động điều hòa quá trình sinh trưởng và phát triển của cây.

3.2. HOOCMON THỰC VẬT ĐIỀU HÒA QUÁ TRÌNH SINH TRƯỞNG, PHÁT TRIỂN VÀ CẢM ỨNG

Danh từ hoocmon bắt nguồn từ động từ tiếng Hy lạp có nghĩa là kích thích. Hoocmon có trong tất cả các cơ thể đa bào là tín hiệu hóa học có tác động phối hợp, điều chỉnh các bộ phận khác nhau của cơ thể. Như vậy, hoocmon là một hợp chất hóa học do một bộ phận của cơ thể tiết ra chuyên chở đến phần khác của cơ thể. Tại đó, chúng liên kết với các thụ quan đặc thù và phát động sự đáp ứng của tế bào và mô đích. Một đặc tính quan trọng khác của hoocmon là hàm lượng ít nhưng gây biến đổi lớn trong cơ thể. Hàm lượng cũng như tốc độ chuyên chở của hoocmon có thể thay đổi để đáp ứng với các kích thích từ môi trường. Thường thường, sự đáp ứng của cây là sự tương tác của hai hoặc nhiều hoocmon. Chúng ta sẽ xem xét tác động của các hoocmon thực vật ở chương 5 về sinh trưởng và phát triển ở thực vật.

3.3. CÁC DẠNG CẢM ỨNG Ở THỰC VẬT

3.3.1. Vận động hướng động

Thực vật sống cố định trên mặt đất tìm nguồn dinh dưỡng cần cho sự

sinh trưởng bằng sự vận động hướng động. Hướng động là sự vận động sinh trưởng của cây về phía tác nhân kích thích của môi trường. Khi vận động theo chiều thuận gọi là hướng động dương, khi vận động theo chiều nghịch gọi là hướng động âm.

a) Hướng đất

Vận động hướng đất theo chiều lực hút của trọng lực trái đất là do sự phân bố điện tích và auxin không đều ở hai mặt rễ. Mặt trên có lượng auxin thích hợp cần cho sự phân chia lớn lên và kéo dài tế bào của tế bào rễ làm rễ cong xuống đất. Rễ có hướng đất dương. Ở chồi ngọn thì ngược lại, có hướng đất âm.

b) Hướng sáng

Ngọn cây luôn quay về hướng ánh sáng, hướng sáng dương là do sự phân bố auxin không đều nhau. Auxin vận chuyển về phía ít ánh sáng, lượng auxin nhiều kích thích sự sinh trưởng của tế bào làm mầm bị cong theo hướng ánh sáng.

c) Hướng nước

Rễ cây có tính hướng đất dương luôn quay xuống và hướng nước dương luôn tìm về phía có nước. Kết quả là rễ thường có hình lượn sóng. Trong đất, rễ vươn ra khá xa, len lỏi vào các khe hở của đất, hướng về nguồn nước, lấy nước cung cấp cho mọi hoạt động trao đổi chất của cây.

d) Hướng hóa

Rễ cây hướng về phía các chất khoáng cần cho sự sống của tế bào - hướng hóa dương. Đó là các nguyên tố N, P, K và các nguyên tố vi lượng. Rễ tránh xa các hóa chất độc gây hại đến cấu trúc tế bào - hướng hóa âm.

3.3.2. Vận động cảm ứng

Vận động cảm ứng là vận động của cây dưới ảnh hưởng của các tác nhân môi trường từ mọi phía lên cơ thể. Cơ chế chung của các hình thức vận động cảm ứng là do sự thay đổi trương nước, co rút chất nguyên sinh, biến đổi quá trình sinh lý, sinh hóa theo nhịp điệu đồng hồ sinh học (nhịp điệu thời gian).

a) Vận động theo sự trương nước

Vận động trương nước là vận động cảm ứng mạnh mẽ do các chấn động, va chạm cơ học. *Ví dụ*: phản ứng tự vệ ở cây trinh nữ (*Mimosa*) và vận động bắt mồi ở các loài cây ăn sâu bọ.

– Vận động tự vệ ở cây trinh nữ: Lá cây trinh nữ thường xòe lá chét thành một mặt phẳng, khi chạm vào lá, các lá chét khép lại, cuống cụp xuống. Sau một thời gian hết kích thích, lá lại mở xòe ra bình thường. Lá

khép cụp xuống do thể gối ở cuống lá và gốc lá chét giảm sức trương, với sự chuyển vận ion K^+ đi ra khỏi không bào gây nên sự mất nước giảm áp suất thẩm thấu. Phản ứng nhanh được truyền bằng tín hiệu điện (điện thế có thể đạt 100mV). Tế bào cảm giác tiếp nhận tín hiệu sinh học dẫn đến làm vận động thể gối, thể tích thể gối thay đổi và lá chét cụp xuống.

– Vận động bắt mồi ở thực vật: Cây ăn sâu bọ có nhiều loại, thường gặp ở vùng đầm lầy, đất nghèo chất dinh dưỡng, đặc biệt là thiếu chất đạm. Khi con mồi chạm vào lá, sức trương giảm làm các gai, tua, lông cụp, các nắp đậy lại giữ chặt con mồi. Các tuyến trên các lông của lá tiết enzym (gần giống enzym pepsin) phân giải protein con mồi. Sau một thời gian vài ba giờ, sức trương phục hồi, các gai, lông, nắp trở lại vị trí bình thường và bắt đầu cuộc săn mồi mới.

b) Vận động theo chu kỳ đồng hồ sinh học

Những vận động của cơ thể và cơ quan (như sự cuốn vòng của tua cuốn, hiện tượng thức ngủ của lá, nở khép của hoa, đóng mở khí khổng) thực hiện theo từng thời gian nhất định trong ngày đều do ảnh hưởng của ánh sáng, thông qua hoocmon phytocrom.

Phytocrom có vai trò giải phóng O_2, do đó gây ảnh hưởng tới các vận động cảm ứng. Nhịp điệu vận động ngày đêm của các bộ phận của cây tương đối ổn định, được xem như chỉ thị, dấu hiệu của thời gian như là đồng hồ sinh học. Nhiều công viên trên thế giới đã trồng cây hình thành các đồng hồ hoa thay cho đồng hồ cơ học hoặc điện tử.

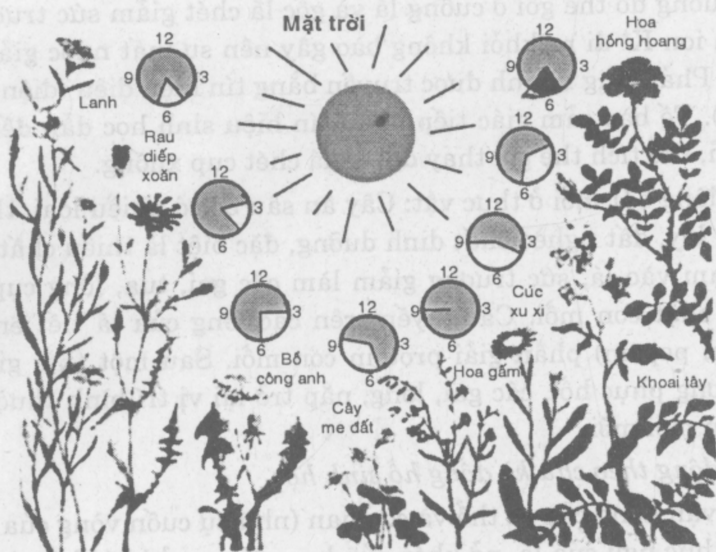
– Vận động quấn vòng (còn gọi là vận động tạo giàn): Vận động quấn vòng do sự di chuyển đỉnh, chóp của thân leo quấn xung quanh cọc dựa. Các tua quấn tạo thành các vòng giống nhau di chuyển liên tục xoay quanh trục của nó. Thời gian quấn vòng tùy loại cây. Giberelin có tác dụng kích thích vận động này cả ngày đêm.

– Vận động nở hoa:

+ Cảm ứng theo nhiệt độ: Hoa nghệ tây (*Crocus sativus*) sau khi mang ra khỏi phòng lạnh ít phút, có ánh sáng và nhiệt độ thích hợp sẽ nở hoa. Hoa 10 giờ nở vào buổi sáng lúc có ánh nắng và nhiệt độ 20 - 25°C. Hoa tuylip nở ở nhiệt độ 25 - 30°C.

+ Cảm ứng theo ánh sáng: Ánh sáng và nhiệt độ có liên quan với nhau. Chính ánh sáng mang theo năng lượng lớn làm thay đổi nhiệt độ theo ngày (có ánh sáng) và đêm (bóng tối hay ánh sáng yếu).

Các hoa họ Cúc và họ Hoa tán khép lại trong đêm và nở ra khi ánh sáng chan hòa; ở thời điểm khác nhau trong ngày, hoa quỳnh, hoa dạ hương nở về ban đêm (hình 3.2).



Hình 3.2. Thời gian nở hoa trong ngày của một số cây

Vận động nở hoa có sự tham gia của hoocmon thực vật. *Ví dụ*: auxin, giberelin, v.v... Các lá cây họ Đậu và họ Chua me thay đổi trạng thái thức, ngủ (khi thức, lá xòe ra; khi ngủ, lá khép lại) theo cường độ ánh sáng.

– Vận động thức, ngủ:

Vận động thức, ngủ được xem là sự vận động của cơ quan thực vật theo chu kỳ nhịp điệu đồng hồ sinh học tùy theo điều kiện môi trường.

+ Ngủ của chồi và đánh thức chồi ngủ: Chồi ngủ quan sát thấy ở một số cây (bàng, phượng, khoai tây, cây xứ lạnh). Khi điều kiện khí hậu bất lợi như mùa đông lạnh, tuyết rơi và nhiệt độ thấp kéo dài, ít ánh sáng, bộ lá rụng hết. Sự trao đổi chất ở chồi ngủ diễn ra chậm và yếu: hô hấp yếu, rễ không có sự trao đổi chất dinh dưỡng, hàm lượng nước trong cây thường nhỏ hơn 10%, hầu như không có sự tổng hợp và sinh trưởng. Đời sống của chồi ở dạng tiềm ẩn.

Trong thực tế có thể đánh thức chồi ngủ bằng "tắm lạnh", "tắm nóng", bằng hóa chất (hơi ête, clorofooc, dicloetan, nước oxy già, các thioxyanat) và các chất kích thích sinh trưởng. Cũng có thể kéo dài thời gian ngủ khi cần thiết (khoai tây, khoai lang, hành tỏi,...) bằng các hợp chất kìm hãm.

+ Hạt ngủ và hạt nảy mầm: Hạt ngủ là hạt không nảy mầm ngay, phải đợi sau một thời gian chín sinh lý của phôi mới nảy mầm. Đời sống của một hạt phụ thuộc vào thời gian ngủ của nó. Các hạt có đời sống trung bình 3 - 10 năm. Hạt sen sau 250 năm vẫn nảy mầm, các hạt họ Liễu, Bạch dương đời sống chỉ được vài tháng. Hạt đi vào trạng thái ngủ còn do ở vỏ chứa các chất kìm hãm.

Ba nhân tố chủ yếu cần cho sự nảy mầm của hạt là nước, oxy và nhiệt độ.

Nước: Một hạt để nảy mầm được thì cần một lượng nước bằng 40% đến 150% khối lượng khô của hạt. Nước xâm nhập vào làm hạt trương phồng, làm ướt vỏ hạt, tăng cường tính thấm khí, chất nguyên sinh giãn ra giúp tế bào trở lại đời sống hoạt động.

Oxy: Ôxy tham gia vào quá trình hô hấp của hạt. Trong trồng trọt, đất thoáng thì sự nảy mầm thuận lợi. Trong quá trình ngâm ủ hạt giống, ngoài việc cung cấp nước ẩm còn phải đảo hạt để tăng lượng O_2 và tránh tích tụ CO_2.

Nhiệt độ: Nhiệt độ tối thích cho sự nảy mầm của đa số hạt là 25^0C - 28^0C, là nhiệt độ thích hợp cho các biến đổi sinh hóa, tăng quá trình hô hấp, tăng tính hòa tan oxy trong tế bào.

3.3.3. Phản ứng stress đối với môi trường

Một số nhân tố của môi trường biến đổi đủ lớn có thể gây sự bất lợi tiềm ẩn lên sự sống còn, sinh trưởng và sinh sản của thực vật. Các stress từ môi trường như ngập úng, hạn hán hoặc nhiệt độ quá cao có thể gây thiệt hại cho năng suất mùa màng. Trong các hệ sinh thái tự nhiên, cây không thể chịu đựng các stress từ môi trường sẽ không thể cạnh tranh với các thực vật khác và cuối cùng sẽ bị tiêu diệt. Như vậy, stress từ môi trường rất quan trọng đối với việc xác định sự phân bố về mặt địa lý của thực vật. Chúng ta sẽ xem xét một số phản ứng stress của thực vật đối với các nhân tố môi trường:

a) Hạn hán

Trong những ngày nắng, nóng, khô, cây bị stress do thiếu nước vì cây bị mất nước do sự thoát hơi nước nhiều hơn lượng nước được hấp thu từ đất. Hạn hán kéo dài có thể gây stress cho các cây trồng cũng như các cây trong hệ sinh thái tự nhiên kéo dài hằng tuần hoặc hằng tháng. Như vậy, sự thiếu nước nghiêm trọng sẽ làm cây chết. Tuy nhiên, cây có nhiều hệ điều chỉnh giúp chúng có thể chịu đựng được tình trạng thiếu nước không nghiêm trọng. Các cách đáp ứng của thực vật đối với sự thiếu nước giúp cho cây giữ được nước bằng cách làm giảm tốc độ thoát hơi nước. Sự thiếu nước trong lá làm giảm sức trương của các tế bào khí khổng, do đó làm giảm thoát hơi nước bằng cách đóng khí khổng. Sự thiếu hụt nước kích thích sự tổng hợp và giải phóng axit abscisic ở lá và hoocmon này làm đóng khí khổng bằng cách hoạt hóa màng tế bào khí khổng. Lá đáp ứng lại sự thiếu nước theo nhiều cách khác. Vì sự kéo dài tế bào là quá trình phụ thuộc vào tính trương nước nên sự thiếu nước sẽ ức chế sự sinh trưởng của lá non. Đáp ứng này làm giảm đến mức nhỏ nhất sự mất nước do thoát hơi nước bằng cách làm giảm bớt diện tích lá. Khi lá cây bị héo do thiếu nước, chúng sẽ cuộn lại để giảm diện tích tiếp xúc với gió và không khí khô, do đó làm giảm sự thoát hơi nước. Trong lúc tất cả các đáp ứng trên của lá giúp cho

cây giữ được nước, thì chúng lại làm giảm quang hợp. Đây là một trong những nguyên nhân mà hạn hán làm giảm năng suất cây trồng.

Sự sinh trưởng của rễ cũng đáp ứng lại sự thiếu nước. Trong thời gian bị hạn, đất thường khô từ lớp bề mặt xuống dưới, điều này làm ức chế sự sinh trưởng của rễ nông vì tế bào không thể giữ được sức trương để kéo dài rễ. Những rễ ở sâu có đủ độ ẩm thì vẫn tiếp tục sinh trưởng, do đó hấp thu được lượng nước tối đa.

b) Ngập úng

Nếu tưới quá nhiều nước cho cây trồng có thể gây hại cho cây vì đất thiếu những khoảng không khí chứa oxy cần cho sự hô hấp tế bào rễ. Một số cây có cấu trúc thích nghi với các vùng ngập úng. *Ví dụ*: Rễ của cây đước sống trong vùng ngập nước ven biển phát triển hệ rễ khí để lấy oxy. Thế còn các cây không sống thường xuyên ở vùng ngập úng thì chống chịu với tình trạng thiếu oxy trong đất khi bị ngập úng như thế nào? Sự thiếu hụt oxy sẽ kích thích thực vật sản xuất hoocmon etilen khiến một số tế bào trong vỏ rễ chết theo chương trình (apoptosis). Những tế bào chết đã tạo nên những khe khí hoạt động giống như các ống thông hơi có tác dụng cung cấp oxy cho rễ nằm dưới đất.

c) Stress muối

Sự dư thừa muối NaCl và các muối khác cũng gây hại cho cây vì hai lý do. *Thứ nhất*, bằng cách làm giảm thế nước trong dung dịch đất, muối gây nên sự thiếu hụt nước cho cây mặc dù đất có nhiều nước. Khi thế nước trong dung dịch nước trở nên âm, thì thế nước từ đất vào rễ bị giảm, làm giảm sự hấp thu nước của cây. *Thứ hai*, trong đất mặn có chứa Na^+ và các ion khác là độc hại với cây nếu nồng độ của chúng quá cao. Các màng có tính thấm chọn lọc của tế bào rễ ngăn chặn sự hấp thụ các ion độc hại nhưng điều đó càng làm cho sự hấp thu nước trở nên khó khăn hơn. Nhiều cây có thể đáp ứng điều chỉnh độ muối của đất bằng cách tạo ra các chất hòa tan, đa số là chất hữu cơ để giữ cho thế nước trong tế bào thấp hơn so với thế nước của dung dịch đất. Tuy nhiên, đa số cây không thể sống sót nếu bị stress muối quá lâu. Ngoại lệ, những cây ưa muối hay những cây chịu đựng được độ muối trong đất cao nhờ có tuyến muối. Những tuyến này sẽ bơm muối ra ngoài qua biểu bì lá.

d) Stress nhiệt

Nhiệt quá cao có thể gây hại và giết chết cây do làm biến tính enzym và gây hại cho quá trình trao đổi chất bằng nhiều cách. Một chức năng của thoát hơi nước là làm mát nhờ bốc hơi. Trong những ngày nóng, nhiệt độ ở lá có thể thấp hơn 3 - 10^{0}C so với nhiệt độ không khí xung quanh. Tất nhiên, thời tiết khô nóng cũng là nguyên nhân gây ra sự thiếu nước ở nhiều loại thực vật; sự đóng khí khổng để giữ được nước nhưng lại không làm mát cho cây do bốc hơi. Mâu thuẫn này là một trong những lý do khiến nhiều cây chết trong những ngày khô nóng.

Đa số cây có cách đáp ứng thích nghi được với các stress nhiệt. Đối với đa số cây sống trong vùng ôn đới ở nhiệt độ khoảng 40°C, các tế bào của cây bắt đầu tổng hợp một lượng tương đối lớn các loại protein đặc thù, gọi là protein sốc nhiệt. Sự đáp ứng này có cả ở vi sinh vật cũng như sinh vật chịu đựng được sốc nhiệt. Một số protein sốc nhiệt, chẳng hạn là các protein chaperon, chúng có chức năng giúp các protein khác xoắn cuộn để duy trì chức năng của mình. Vì vậy, một trong những chức năng của protein sốc nhiệt là ngăn chặn sự biến tính của các enzym cũng như các protein khác.

e) Stress lạnh

Một khó khăn mà cây gặp phải khi nhiệt độ của môi trường hạ thấp là sự thay đổi tính linh hoạt của màng tế bào. Khi màng tế bào bị lạnh dưới một nhiệt nào đó, nó sẽ mất tính linh hoạt vì lipit bị tinh thể hóa. Điều này dẫn đến làm thay đổi sự vận chuyển các chất hòa tan qua màng, đồng thời cũng gây hại đến chức năng của các protein màng. Cây đáp ứng các stress lạnh bằng cách thay đổi thành phần lipit của màng. *Ví dụ*: Trong lớp lipit của màng thì thành phần các axit béo chưa bão hòa tăng lên, giúp duy trì độ linh hoạt của màng ở nhiệt độ thấp bằng cách ngăn chặn sự tinh thể hóa. Sự thay đổi ở mức độ phân tử của màng như vậy đòi hỏi thời gian từ vài giờ đến vài ngày. Đây chính là một lý do khiến sự giảm nhiệt độ nhanh gây stress cho cây nhiều hơn so với sự giảm nhiệt độ từ từ theo mùa.

Sự đóng băng gây cho cây stress lạnh nghiêm trọng hơn. Ở nhiệt độ dưới mức đóng băng, đá sẽ hình thành trong thành tế bào và khoảng gian bào của đa số thực vật. Bào tương thường không bị ảnh hưởng bởi sự đóng băng vì có chứa các chất hòa tan nhiều hơn so với các dung dịch loãng có trong thành tế bào, và các chất hòa tan sẽ làm giảm nhiệt độ đóng băng. Sự giảm lượng nước trong dịch của thành tế bào do sự hình thành đá đã gây nên giảm thế nước ngoại bào, khiến nước đi ra khỏi tế bào chất. Sự tăng lên của nồng độ muối ion trong tế bào chất gây hại và có thể gây chết cho tế bào. Sự tồn tại của tế bào phụ thuộc vào sự chống chịu với sự mất nước ở mức độ nào? Những cây bản địa của những vùng có mùa đông lạnh giá có nhiều kiểu thích nghi đặc biệt giúp chúng chịu được stress đóng băng. *Ví dụ*, trước khi mùa đông đến, tế bào của các cây chịu lạnh sẽ tăng nồng độ chất hòa tan trong tế bào chất, *ví dụ* như chất đường, khiến chúng có thể giảm sự mất nước từ trong tế bào ra ngoài môi trường khi môi trường ngoại bào đóng băng.

3.3.4. Cây chống lại loài ăn thực vật và loài gây bệnh

Trong quần xã, cây không sống cô lập mà sống trong mối tương tác với các loài khác. *Ví dụ*, cây sống cộng sinh với nấm hoặc với các côn trùng thụ phấn cho cây. Tuy nhiên, có nhiều mối tương tác giữa cây và các cơ thể khác không mang lại lợi ích cho cây. Là sinh vật sản xuất, cây đứng đầu trong lưới thức ăn và cung cấp chất dinh dưỡng cho nhiều loài ăn cỏ. Cây cũng là

đối tượng ký sinh của nhiều nhân tố gây bệnh như virut, vi khuẩn, nấm. Chúng gây hại và chết chóc cho cây. Cây chống lại những mối nguy hiểm này bằng hệ thống bảo vệ giúp cây ngăn chặn loài ăn cỏ và gây bệnh.

Các động vật ăn cỏ là nguyên nhân gây stress cho cây trong bất kỳ hệ sinh thái nào. Cây chống lại loài ăn cỏ bằng phương thức bảo vệ vật lý như gai nhọn hoặc chất hóa học gây độc. *Ví dụ*, một số cây sản sinh các axit amin bất thường được gọi là *canavanin* do một loại cây họ Đậu (*Canavalia ensiformis*) tiết ra. Canavanin tương tự như arginin, một trong 20 axit amin có trong cơ thể. Khi sâu hại ăn thực vật có chứa canavanin, thì canavanin sẽ thay thế arginin trong protein của sâu. Vì canavanin khác với arginin nên gây hại cho cấu trúc thù hình của protein, do đó làm hỏng chức năng của protein và làm sâu bị chết.

Một số thực vật sử dụng các động vật ăn thịt nhằm giúp chúng chống lại loài ăn cỏ. *Ví dụ*, ong mật ký sinh đẻ trứng của chúng vào sâu ăn thực vật. Trứng nở trong cơ thể sâu, thì ấu trùng sẽ sử dụng chất hữu cơ của con sâu và giết chết sâu. Cây được hưởng lợi ở chỗ là sâu bị chết. Lá của một số cây bị sâu ăn sẽ tiết ra các hợp chất bay hơi quyến rũ ong ký sinh. Đáp ứng trên của lá là do có sự kết hợp giữa nguyên nhân lá hỏng do sâu ăn và hợp chất trong tuyến nước bọt của sâu tiết ra.

Các phân tử bay hơi do lá cây tiết ra để đáp ứng sự gây hại của loài ăn cỏ hoạt động như một hệ thống báo hiệu sớm cho các cây cùng loài mọc bên cạnh. Cây đậu Lima bị loại ve nhện gây hại thường tiết ra các chất hóa học bay hơi có tác dụng báo tin cho các cây đậu bên cạnh chưa bị gây hại đáp ứng lại tín hiệu hóa học này. Để đáp ứng lại các chất hóa học này, lá của các cây đậu chưa bị gây hại sẽ chế tiết ra chất bảo vệ do sự hoạt hóa các gen bảo vệ. Kết quả là các cây chưa bị gây hại bên cạnh sẽ ít có nguy cơ bị gây hại bởi loài ve nhện, bởi vì chất do chúng tiết ra có tác dụng quyến rũ, thu hút loài ve ăn thịt khác đến ăn thịt loài ve nhện đó. Một chất bảo vệ của cây được tìm thấy là *axit jasmonic* có tác động hoạt hóa các gen bảo vệ của cây.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Vẽ sơ đồ con đường thu nhận tín hiệu hoocmon, truyền đạt tín hiệu và đáp ứng kích thích của tế bào.
2. Phân biệt các dạng vận động hướng động ở thực vật.
3. Phân biệt các dạng vận động cảm ứng ở thực vật.
4. Nêu các nhân tố chủ yếu trong sự nảy mầm của hạt.
5. Cây phản ứng lại tình trạng hạn hán và ngập úng như thế nào?
6. Làm thế nào cây chống chịu được độ muối của môi trường?
7. Cây chống chịu lạnh và nóng ra sao?
8. Nêu cơ chế cây chống chịu sâu bệnh.

Chương 4

TÍNH CẢM ỨNG Ở ĐỘNG VẬT

Mục tiêu:

– Nêu được đặc điểm sai khác giữa động vật với thực vật về cảm ứng.

– Trình bày được sự tiến hóa của hệ thần kinh ở động vật.

– Trình bày được nguyên tắc hoạt động của hệ thần kinh.

– Phân tích được cơ chế dẫn truyền xung động qua dây thần kinh và qua xinap.

– Phân biệt được 3 dạng cơ (cơ vân, cơ tim và cơ trơn), cơ chế co cơ và các dạng chuyển động của động vật trong môi trường ở nước và ở cạn.

– Trình bày được các dạng tập tính ở động vật, cơ sở thần kinh của tập tính.

– Trình bày được các đáp ứng bảo vệ cơ thể chống bệnh tật.

4.1. KHÁI NIỆM CẢM ỨNG Ở ĐỘNG VẬT

Động vật cũng như thực vật có khả năng cảm nhận và đáp ứng lại các kích thích của môi trường bên trong và bên ngoài cơ thể, đảm bảo cho cơ thể động vật tồn tại và phát triển. Tuy nhiên, cảm ứng ở thực vật thường diễn ra chậm và biểu hiện bằng các cử động dinh dưỡng hoặc sinh trưởng, còn cảm ứng ở động vật cũng là sự phản ứng lại những tác động của môi trường để tồn tại và phát triển, nhưng phản ứng diễn ra nhanh hơn nhờ hoạt động của hệ cơ xương và hệ cảm giác thần kinh. Để đáp ứng lại các tác động của môi trường, động vật đa bào thường phân hóa các hệ cơ quan sau đây:

– Hệ cơ quan thụ cảm có chức năng tiếp nhận kích thích.

– Hệ cơ quan phân tích và tổng hợp thông tin.

– Hệ thần kinh có chức năng quyết định hình thức và mức độ phản ứng.

– Hệ cơ và tuyến tiết có chức năng thực hiện phản ứng để đáp ứng lại các kích thích.

Như vậy, để cảm ứng, động vật có hệ cơ quan thụ cảm, hệ thần kinh, hệ cơ (hoặc tuyến). Trong đó, hệ thần kinh đóng vai trò chủ đạo. Mức độ tiến hóa của hệ thần kinh quyết định khả năng cảm ứng ở động vật.

4.2. HỆ THẦN KINH Ở CÁC ĐỘNG VẬT KHÁC NHAU

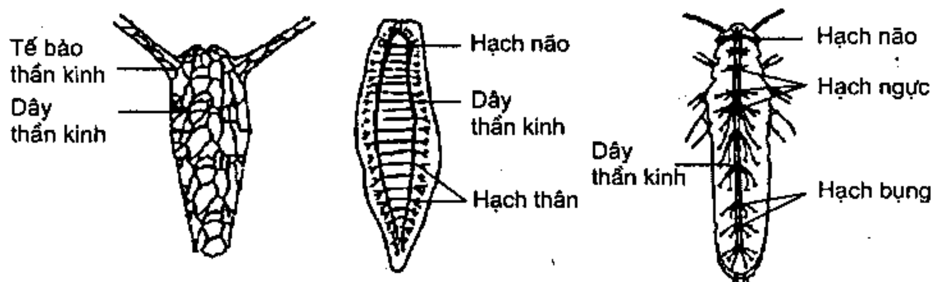
Tùy theo mức độ tiến hóa và khả năng phản ứng của động vật, người ta phân biệt ba dạng thần kinh sau:

4.2.1. Hệ thần kinh dạng lưới

Hệ thần kinh dạng lưới thường thấy ở các động vật có cơ thể đối xứng tỏa tròn, thuộc ngành ruột khoang (*ví dụ* như thủy tức) (hình 4.1A). Các tế bào thần kinh nằm rải rác trong cơ thể và liên hệ với các tế bào cảm giác tạo thành mạng lưới. Phản ứng kiểu thần kinh mạng lưới tuy nhanh và kịp thời nhưng chưa hoàn toàn chính xác vì khi bị kích thích ở bất kỳ điểm nào của cơ thể thì đều gây ra phản ứng toàn thân.

4.2.2. Hệ thần kinh dạng chuỗi hạch

Hệ thần kinh dạng chuỗi hạch thường thấy ở động vật không xương sống có cơ thể đối xứng hai bên như giun dẹt, giun tròn, chân khớp. Các tế bào thần kinh tập trung lại tạo thành các hạch thần kinh chạy dọc cơ thể. Các hạch thần kinh được nối với nhau bởi các dây thần kinh tạo thành chuỗi hạch nằm dọc theo chiều dài cơ thể (hình 4.1B). Mỗi hạch thần kinh là trung tâm điều khiển hoạt động của một vùng cơ thể xác định. Động vật tiến hóa cao như chân khớp, các hạch thần kinh phân hóa thành hạch não, hạch ngực và hạch bụng; trong đó, hạch não phát triển lớn hơn hẳn so với các hạch khác. Hạch não tiếp nhận kích thích từ các giác quan và điều khiển các hoạt động phức tạp một cách chính xác hơn (hình 4.1C).



Hình 4.1. **Hệ thần kinh dạng lưới của thủy tức (A); hệ thần kinh chuỗi hạch của giun dẹt (B) và của châu chấu (C)**

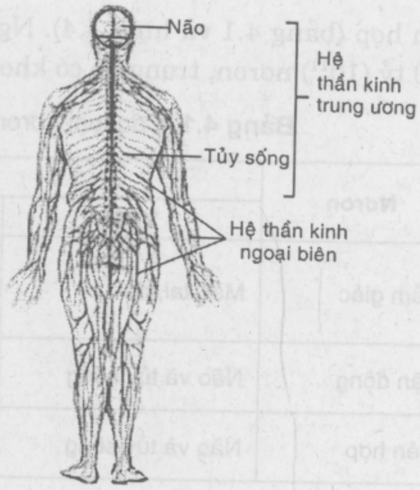
4.2.3. Hệ thần kinh dạng ống

a) Cấu trúc của hệ thần kinh dạng ống

– Hệ thần kinh dạng ống phân hóa phức tạp:

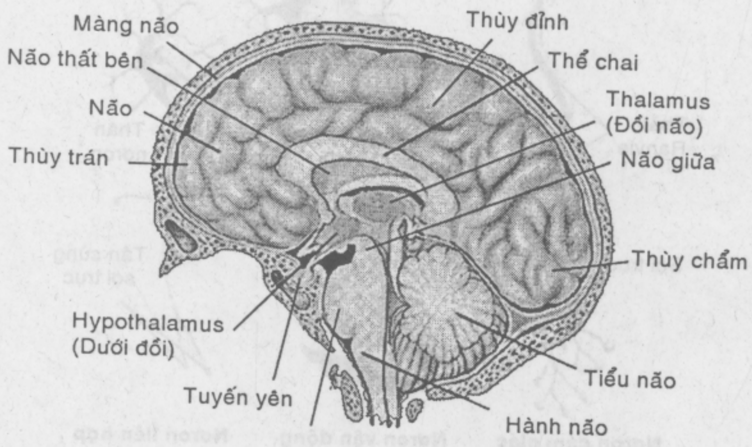
Hệ thần kinh dạng ống thường gặp ở động vật có dây sống như cá lưỡng tiêm, cá, lưỡng cư, bò sát, chim và thú. Hệ thần kinh dạng ống nằm ở mặt

lưng cơ thể, có sự phân hóa rõ ràng, bao gồm các bộ phận: bộ phận tiếp nhận kích thích, dẫn truyền kích thích và phản ứng (thần kinh ngoại biên), bộ phận phân tích và tổng hợp (trung ương thần kinh gồm não và tủy sống), do đó bảo đảm tính chính xác cao trong sự phối hợp các phản ứng đáp ứng lại kích thích (hình 4.2).



Hình 4.2. **Hình thần kinh dạng ống ở người**

Đặc biệt phần não bộ rất phát triển có cấu tạo rất phức tạp là cơ quan phân tích và tổng hợp tối cao có chức năng điều phối hợp mọi hoạt động trong cơ thể và giữa cơ thể với môi trường (hình 4.3).



Hình 4.3. **Cấu trúc của não người**

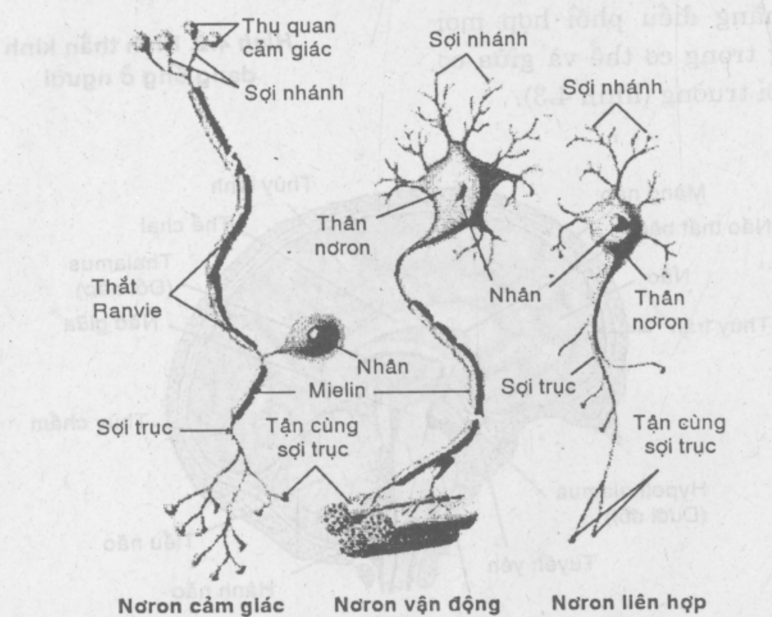
– Nơron - đơn vị hoạt động của hệ thần kinh:

Nơron được cấu tạo gồm thân tế bào chứa nhân và các bào quan. Từ thân tế bào phát đi các phần lồi kéo dài của tế bào chất cùng màng sinh chất tạo nên 2 loại sợi: sợi nhánh (dendrite) và sợi trục (axon). Một nơron có thể có nhiều sợi nhánh và thường chỉ có một sợi trục. Người ta phân biệt 2 loại sợi: sợi không có bao mielin và sợi có bao mielin. Tùy theo chức năng người ta phân biệt 3 dạng nơron: nơron cảm giác, nơron vận động và nơron

liên hợp (bảng 4.1 và hình 4.4). Người ta đã ước tính trong não người có tới 100 tỷ (10^{11}) nơron, trong đó có khoảng 90% là nơron liên hợp.

Bảng 4.1. Các loại nơron, vị trí và chức năng của chúng

Nơron	Đặc điểm	
	Vị trí	Chức năng
Cảm giác	Mắt, tai, da	Thu nhận thông tin về cơ thể và về môi trường bên ngoài; truyền xung động từ thụ quan cảm giác đến trung ương thần kinh
Vận động	Não và tủy sống	Kích thích các cơ và tuyến; dẫn truyền xung động từ trung ương thần kinh tới cơ và tuyến
Liên hợp	Não và tủy sống	Tổng hợp thông tin; dẫn truyền xung động giữa các nơron trong trung ương thần kinh



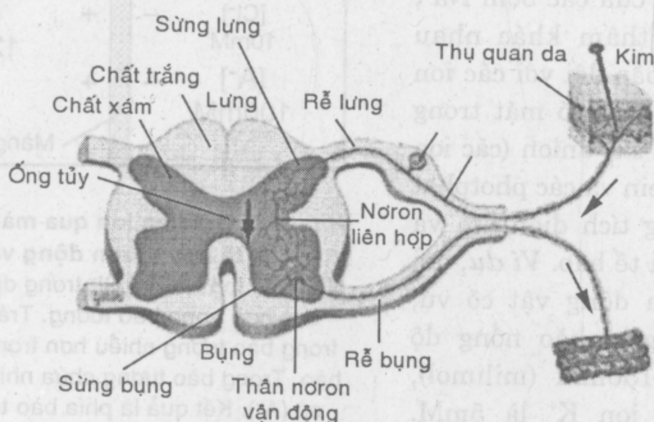
Hình 4.4. Các loại nơron

Sợi nhánh dẫn truyền xung động từ các nơi về thân nơron, còn sợi trục dẫn truyền xung động từ thân nơron tới các nơi. Trong hệ thần kinh, các nơron liên hệ với nhau hoặc với các mô khác (mô cơ) thông qua cấu trúc được gọi là xinap, tạo nên một mạng lưới thần kinh thông tin liên lạc vô cùng phức tạp. Người ta đã tính được mỗi nơron tủy sống có thể tiếp nhận 10.000 xinap, nơron vỏ não tiếp nhận 40.000 xinap và nơron tiểu não tiếp nhận khoảng 100.000 xinap, nhờ đó mà hệ thần kinh thực hiện được chức năng điều hòa, phối hợp hoạt động trong nội bộ cơ thể cũng như giữa cơ thể với môi trường sống.

Ngoài nơron, trong mô thần kinh còn có các tế bào thần kinh đệm (neuroglia) có vai trò dinh dưỡng và nâng đỡ, bảo vệ. Bao mielin là do các tế bào thần kinh đệm được gọi là tế bào Soan phân hóa thành.

b) Hoạt động của hệ thần kinh

Hệ thần kinh hoạt động theo nguyên tắc phản xạ. Phản xạ được thực hiện là nhờ cung phản xạ. Cung phản xạ bao gồm tiếp nhận kích thích, truyền kích thích, phân tích kích thích, trả lời kích thích (hình 4.5).



Hình 4.5. **Cung phản xạ: nhận kích thích từ da, dẫn truyền kích thích về tủy sống, phân tích xử lý kích thích ở tủy sống, trả lời kích thích bằng co cơ**

Người ta thường phân biệt phản xạ bẩm sinh (phản xạ không điều kiện) trong đó cung phản xạ đơn giản. Kiểu phản xạ này tuy đáp ứng nhanh song hạn chế trong trường hợp kích thích của môi trường luôn thay đổi. Các phản xạ có điều kiện là phản xạ có cung phản xạ phức tạp thường quan sát thấy ở động vật bậc cao. Nhờ có các phản xạ có điều kiện, cơ thể của động vật có khả năng phản ứng nhanh với các thay đổi của môi trường.

4.2.4. Hoạt động điện của hệ thần kinh

a) Điện thế màng

Mọi tế bào sống đều tích điện. Các tế bào động vật như tế bào cơ, tế bào thần kinh đều có sai khác điện thế giữa trong và ngoài màng sinh chất, được gọi là *điện thế màng* đo được vào khoảng - 60 đến - 80mV. Dấu âm (-) chỉ ra rằng phía trong tế bào tích điện âm so với phía ngoài tế bào. Điện sinh học bao gồm điện thế nghỉ (điện tĩnh) và điện thế hoạt động (điện động). Điện thế nghỉ có ở tế bào không bị kích thích. *Ví dụ*, tế bào cơ đang giãn, tế bào thần kinh không bị kích thích. Điện thế hoạt động có ở tế bào bị kích thích và đáp ứng lại kích thích.

b) Điện thế nghỉ

Điện thế màng của tế bào thần kinh không hoạt động dẫn truyền, được gọi là điện thế nghỉ. Điện thế nghỉ của nơron vào khoảng 70mV. Điện thế nghỉ được duy trì do 3 cơ chế: (1) Hoạt động của các bơm Na^+, K^+; (2) Tính thấm khác nhau của màng tế bào đối với các ion khác nhau; (3) Sự có mặt trong bào tương của các anion (các ion âm) - các protein và các photphat hữu cơ thường tích điện âm và không ra khỏi tế bào. *Ví dụ*, đối với nơron của động vật có vú, trong dịch ngoại bào nồng độ ion Na^+ với 150mM (milimol), còn nồng độ ion K^+ là 5mM. Trong bào tương nồng độ Na^+ là 15mM và nồng độ K^+ là 150mM (hình 4.6).

Bào tương			Dịch ngoại bào
$[Na^+]$ 15mM	–	+	$[Na^+]$ 150mM
$[K^+]$ 150mM	–	+	$[K^+]$ 5mM
	–	+	
$[Cl^-]$ 10mM	–	+	$[Cl^-]$ 120mM
$[A^-]$ 100mM	–	+	
			Màng sinh chất

***Hình 4.6.* Gradien ion qua màng sinh chất của tế bào nơron động vật có vú**

Nồng độ ion Na^+ và Cl^- trong dịch ngoại bào cao hơn trong bào tương. Trái lại, ion K^+ trong bào tương nhiều hơn trong dịch ngoại bào. Trong bào tương chứa nhiều anion hữu cơ (A^-). Kết quả là phía bào tương (trong màng) tích điện âm, phía dịch ngoại bào (ngoài màng) tích điện dương

Như vậy, tỷ lệ giữa nồng độ Na^+ giữa dịch ngoại bào và bào tương là 150: 15 = 10 và tỷ lệ giữa nồng độ K^+ giữa dịch ngoại bào và bào tương là 5: 150 = 1/30 (chưa kể các gradien của các anion khác). Gradien Na^+ và K^+ được duy trì nhờ bơm $Na^+ - K^+$. Giả sử ta dùng chất độc để ức chế hoạt động của bơm $Na^+ - K^+$ thì gradien biến mất và điện thế nghỉ không tồn tại.

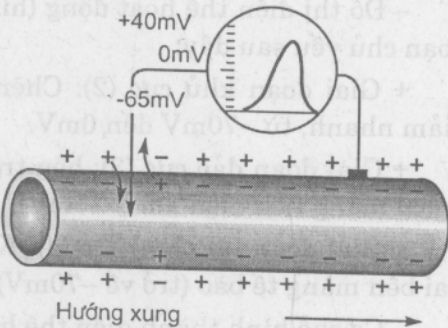
Thật ra, để duy trì điện thế nghỉ không chỉ có sự tham gia của bơm $Na^+ - K^+$ mà còn có hai nhân tố quan trọng đã kể ở trên: tính thấm của màng sinh chất đối với ion Na^+ và K^+ là khác nhau (kênh ion K^+ thường được mở nhiều hơn so với kênh Na^+). Bình thường màng có tính thấm đối với ion K^+ cao hơn so với ion Na^+. Hơn nữa, tuy các ion K^+ và Na^+ đóng vai trò chủ yếu nhưng vai trò của các ion khác như ion Cl^- và ion Ca^{2+} cũng rất quan trọng, cũng như các anion hữu cơ khác có trong bào tương.

a) Điện thế nghỉ và điện thế hoạt động

– Đo điện thế màng - điện thế nghỉ:

Dùng 2 vi điện cực nối với một điện kế cực nhạy, đặt một điện cực phía ngoài màng và một cực xuyên qua màng cắm sâu vào bào tương của sợi trục. Kim của điện kế sẽ lệch đi một khoảng chứng tỏ có sự chênh lệch điện

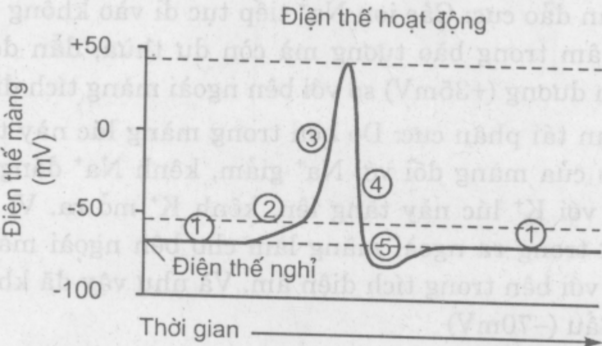
tích giữa trong và ngoài màng. Ở trạng thái nghỉ, mặt trong của màng (trong bào tương) tích điện âm (–) và mặt ngoài tích điện dương (+). Đó là điện thế màng hay là điện thế nghỉ (điện tĩnh), hình 4.8 (1). Trị số điện thế nghỉ ghi được khoảng - 70mV.



Hình 4.7. **Cách đo điện thế màng. Điện thế tĩnh và điện thế hoạt động**

– Điện thế hoạt động:

Khi bị kích thích, điện thế màng bị thay đổi từ điện thế nghỉ sang điện thế hoạt động (điện động) và đo được +40mV, hình 4.7. Sử dụng máy giao động ký người ta đã ghi được đồ thị điện thế hoạt động (hình 4.7 và hình 4.8).



Hình 4.8. **Đồ thị điện thế hoạt động. Vai trò của các kênh ion có cổng đóng mở trong sự hình thành điện thế hoạt động**

Sự chuyển từ điện thế nghỉ sang điện thế hoạt động chủ yếu là do sự vận chuyển của các ion Na^+ và ion K^+ qua màng. Trong màng sinh chất của tế bào nơron (cũng như của sợi trục) có nhiều kênh ion có cổng đóng mở (chủ yếu là các kênh Na^+ và K^+), điện thế màng của chúng có thể thay đổi đáp ứng với các kích thích bằng cách mở hoặc đóng. Khi bị kích thích với cường độ đủ mạnh (đạt tới ngưỡng), thì tính thấm của màng nơron ở nơi bị kích thích thay đổi. Kênh Na^+ mở rộng, do đó Na^+ từ dịch ngoại bào ồ ạt tràn qua màng vào trong bào tương trong khoảnh khắc (1ms) gây nên sự *khử cực* rồi *đảo cực* (ngoài màng tích điện âm và trong màng tích điện dương). Tiếp đến sau đó, kênh Na^+ bị đóng lại và kênh K^+ mở ra, ion K^+ tràn qua màng ra dịch ngoại bào, gây nên sự tái phân cực (ngoài màng tích điện dương và trong màng tích điện âm). Quá trình biến đổi trên đây làm xuất hiện điện thế hoạt động (xung thần kinh).

– Đồ thị điện thế hoạt động (hình 4.8): Điện thế hoạt động gồm các giai đoạn chủ yếu sau đây:

+ Giai đoạn khử cực (2): Chênh lệch điện thế ở hai bên màng tế bào giảm nhanh, từ –70mV đến 0mV.

+ Giai đoạn đảo cực (3): bên trong màng trở nên tích điện dương so với ngoài màng tích điện âm (+35mV).

+ Giai đoạn tái phân cực (4): Khôi phục lại sự chênh lệch điện thế giữa hai bên màng tế bào (trở về –70mV).

– Cơ chế hình thành điện thế hoạt động:

+ Giai đoạn khử cực: Khi bị kích thích, tính thấm của màng thay đổi, kênh Na^+ được mở nên ion Na^+ khuếch tán từ ngoài vào phía trong màng. Do các ion Na^+ tích điện dương, nên khi vào làm trung hòa điện tích âm trong bào tương, dẫn đến sự chênh lệch điện thế ở hai bên màng giảm nhanh, từ –70mV đến 0mV.

+ Giai đoạn đảo cực: Các ion Na^+ tiếp tục đi vào không chỉ đủ để trung hòa điện tích âm trong bào tương mà còn dư thừa, dẫn đến làm cho bào tương tích điện dương (+35mV) so với bên ngoài màng tích điện âm

+ Giai đoạn tái phân cực: Do bên trong màng lúc này tích điện dương, nên tính thấm của màng đối với Na^+ giảm, kênh Na^+ đóng lại. Tính thấm của màng đối với K^+ lúc này tăng lên, kênh K^+ mở ra. Vì vậy, các ion K^+ khuếch tán từ trong ra ngoài màng làm cho bên ngoài màng trở nên tích điện dương so với bên trong tích điện âm. Và như vậy đã khôi phục lại điện thế nghỉ ban đầu (–70mV)

Cả ba giai đoạn trên kéo dài khoảng 3 - 4ms. Đồ thị hình 4.8 chứng tỏ rằng cả hai kênh Na^+ và K^+ đều tham gia vào hình thành điện thế hoạt động. Cả hai kênh đều được mở khi màng bị khử cực, nhưng chúng đáp ứng một cách độc lập với nhau và theo thứ tự: kênh Na^+ mở trước, còn kênh K^+ mở ra sau.

Mỗi kênh Na^+ có hai cổng hoạt động theo kiểu đóng mở. Cả hai cổng phải mở thì Na^+ mới có thể khuếch tán qua màng.

(1) Ở trạng thái điện thế nghỉ, đối với đa số kênh Na^+ thì cổng hoạt động đóng, trong khi cổng không hoạt động mở ra. Sự khử cực của màng làm cho các cổng hoạt động mở ra nhanh, còn cổng không hoạt động đóng lại từ từ. Mỗi kênh K^+ chỉ có một cổng hoạt động. Ở trạng thái điện thế nghỉ, cổng của kênh K^+ đóng lại. Khi khử cực, cổng của kênh K^+ mở ra từ từ.

Đặc tính của các kênh nêu trên tham gia tạo ra điện thế hoạt động như thế nào?

(2) Khi kích thích gây khử cực màng tế bào, các cổng hoạt động của một

số kênh Na^+ mở ra và ion Na^+ khuếch tán vào tế bào nhiều hơn. Dòng ion Na^+ gây ra sự khử cực, làm mở các cổng hoạt động trên nhiều kênh Na^+ hơn, khiến cho Na^+ vào trong tế bào nhiều hơn.

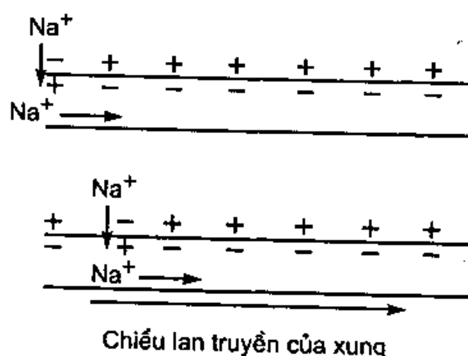
(3) Một khi kích thích quá ngưỡng, xảy ra mối liên hệ ngược dương, làm điện thế màng đạt tới gần mức cao nhất của điện thế hoạt động của pha gia tăng (gần đến giá trị năng lượng hoạt hóa của Natri).

(4) Tuy nhiên, có hai hiện tượng ngăn cản điện thế hoạt động đạt được mức độ cao nhất:

(a) Các cổng hoạt động của kênh Na^+ đóng lại, ngăn cản dòng ion Na^+ vào tế bào; và (b) Cổng hoạt động của đa số kênh K^+ mở ra, làm cho K^+ tràn ra ngoài nhanh.

Cả hai sự kiện trên nhanh chóng làm cho điện thế màng trở về mức năng lượng hoạt hóa của K^+ (trạng thái điện thế nghỉ) của pha giảm.

(5) Thực ra, ở pha cuối của điện thế hoạt động (còn được gọi là pha tái phân cực quá mức - undershoot), tính thấm của màng đối với ion K^+ cao hơn tính thấm của màng đối với ion K^+ ở trạng thái điện thế nghỉ, nên điện thế màng đạt gần giá trị năng lượng hoạt hóa của K^+ chứ không phải là điện thế nghỉ, trong đó điện thế ghi được âm tính hơn so với điện thế nghỉ bình thường. Hiện tượng tái phân cực quá mức dần mất đi cho đến khi điện thế nghỉ được hồi phục. Thực ra tham gia vào duy trì điện thế nghỉ cũng như tạo ra điện thế hoạt động còn có vai trò của bơm Na^+-K^+, khi chúng hoạt động với sự tiêu thụ năng lượng ATP, chúng sẽ bơm 3 ion Na^+ ra ngoài và vận chuyển 2 ion K^+ vào trong bào tương ngược với gradien nồng độ. Hơn nữa sự khử cực và đảo cực không chỉ do sự vận chuyển của ion Na^+ từ ngoài vào trong bào tương mà còn do sự khuếch tán của các ion Na^+ từ vị trí đảo cực đến vị trí phía trước chưa được khử cực (hình 4.9).



***Hình 4.9.* Dẫn truyền xung động ở sợi trục không có bao mielin**

Các cổng hoạt động của kênh K^+ cuối cùng sẽ đóng lại và điện thế hoạt động trở về điện thế nghỉ. Các cổng không hoạt động của các kênh Na^+ vẫn đóng trong pha giảm và đầu pha tái phân cực quá mức. Kết quả là, nếu lần khử cực thứ hai xảy ra trong giai đoạn này, thì không thể tạo ra điện thế hoạt động. Một khoảng "thời gian chết" tiếp theo sau điện thế hoạt động và

trong thời gian đó điện thế hoạt động thứ hai không thể bắt đầu được gọi là *giai đoạn trơ*. Khoảng thời gian này sẽ tạo ra một giới hạn về tần số tối đa cho các điện thế hoạt động tiếp theo. Các giai đoạn trơ này giữ vai trò rất quan trọng vì chúng ảnh hưởng đến tần số các xung động thần kinh truyền đi. Tần số cực đại của các xung thần kinh bình thường vào khoảng 100 xung/giây. Nếu kích thích xảy ra trong khoảng thời gian trơ thì tần số cực đại không thể đạt tới 100.

4.2.5. Sự dẫn truyền xung thần kinh

a) Dẫn truyền xung thần kinh trên sợi trục không có bao mielin

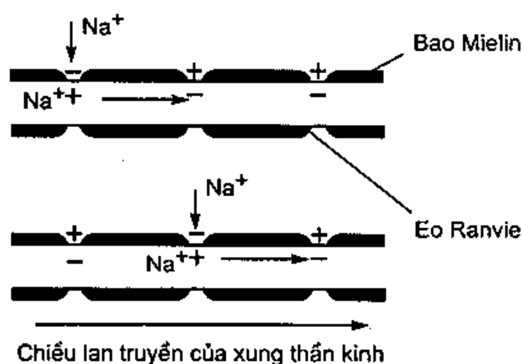
Xung thần kinh xuất hiện ở nơi bị kích thích sẽ lan truyền dọc theo sợi trục. Bản thân xung thần kinh (điện động) không chạy trên sợi trục mà nó chỉ kích thích vùng màng kế tiếp ở phía trước làm thay đổi tính thấm của màng ở vùng này và làm xuất hiện xung thần kinh tiếp theo và cứ tiếp tục như vậy trên suốt dọc sợi trục (hình 4.9).

Xung thần kinh chỉ gây nên sự thay đổi tính thấm ở vùng màng phía trước, còn phía sau nơi điện động vừa sinh ra thì màng đang ở vào giai đoạn trơ tuyệt đối nên không tiếp nhận kích thích do điện động vừa hình thành ở phía trước gây nên.

Nếu kích thích ở giữa sợi trục thì xung thần kinh truyền đi theo cả hai chiều kể từ điểm xuất phát.

b) Dẫn truyền xung thần kinh trên sợi trục có bao mielin

Trên sợi trục có bao mielin thì sự lan truyền xung thần kinh được thực hiện theo lối "nhảy cóc" từ eo Ranvie này sang eo Ranvie khác, vì giữa hai eo Ranvie, sợi trục bị bao bằng bao mielin có tính chất cách điện (hình 4.10). Sự thay đổi tính thấm của màng chỉ xảy ra tại các eo. Sự lan truyền theo kiểu này ở sợi trục có bao mielin nhanh hơn rất nhiều so với sự lan truyền trên sợi trục không có bao mielin (có thể gấp trăm lần), mặt khác lại tiết kiệm được năng lượng hoạt động của bơm Na^+ - K^+. Sợi trục của nơron ở động vật có xương sống thường có bao mielin, do đó tuy sợi trục có đường kính bé nhưng có tốc độ dẫn truyền lớn. Vì vậy hệ thần kinh của chúng có mạng lưới sợi



***Hình 4.10.* Dẫn truyền xung động ở sợi trục có bao mielin**

thần kinh vô cùng nhiều đáp ứng cơ chế điều chỉnh thần kinh nhanh chóng kịp thời với thay đổi của môi trường sống.

c) Dẫn truyền xung thần kinh qua xinap

Khi một điện thế hoạt động được lan truyền đến tận cùng sợi trục thì nó ngừng lại. Trong đa số trường hợp, điện thế hoạt động không được lan truyền từ nơron này đến nơron khác. Tuy nhiên, thông tin thần kinh vẫn được truyền từ nơron này sang nơron khác thông qua xinap. Một số xinap, còn được gọi là *xinap điện*, có các liên kết thông thương trực tiếp. Những liên kết này cho phép dòng điện được truyền trực tiếp từ tế bào này sang tế bào khác. Đối với một số động vật không xương sống và đa số động vật có xương sống, xinap có vai trò phối hợp hoạt động của các nơron có vai trò trong các phản xạ tập tính định hướng không gian và nhanh. *Ví dụ*, các xinap nối liền với các sợi trục rất lớn của các loài giáp xác giúp chúng có phản xạ bắt mồi nhanh.

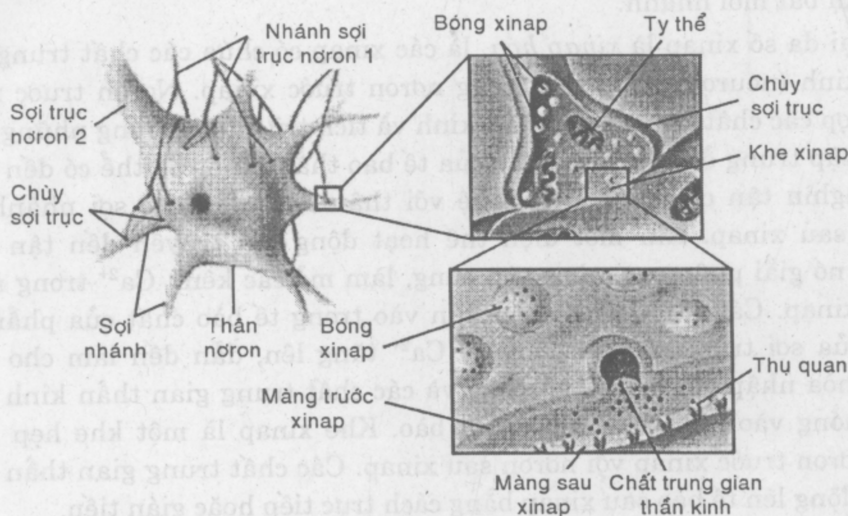
Đại đa số xinap là *xinap hóa*, là các xinap có chứa các chất trung gian thần kinh (neurotransmitter) trong nơron trước xinap. Nơron trước xinap tổng hợp các chất trung gian thần kinh và tích trữ chúng trong những bóng xinap tập trung ở tận cùng xinap của tế bào thần kinh. Có thể có đến hàng chục nghìn tận cùng xinap liên hệ với thân nơron và các sợi nhánh của nơron sau xinap. Khi một điện thế hoạt động lan truyền đến tận cùng xinap, nó giải phân cực màng tận cùng, làm mở các kênh Ca^{2+} trong màng trước xinap. Các ion Ca^{2+} khuếch tán vào trong tế bào chất của phần tận cùng của sợi trục làm cho nồng độ Ca^{2+} tăng lên, dẫn đến làm cho bóng xinap hòa nhập với màng tận cùng và các chất trung gian thần kinh được giải phóng vào khe xinap nhờ xuất bào. Khe xinap là một khe hẹp ngăn cách nơron trước xinap với nơron sau xinap. Các chất trung gian thần kinh sẽ tác động lên tế bào sau xinap bằng cách trực tiếp hoặc gián tiếp.

Thông tin thần kinh sẽ bị biến đổi ít nhiều ở xinap hóa học nhiều hơn so với xinap điện. Một số nhân tố có thể gây ảnh hưởng đến lượng chất trung gian thần kinh được giải phóng vào khe xinap. Sự biến đổi như vậy giúp cho động vật có khả năng thay đổi phản xạ tập tính của mình để đáp ứng với sự biến đổi của điều kiện môi trường và đó cũng là cơ sở cho khả năng học tập và trí nhớ ở động vật bậc cao.

– Sự dẫn truyền trực tiếp qua xinap (hình 4.11):

Đối với đa số xinap hóa, thì màng sau xinap có chứa các *kênh ion thụ quan có cổng* có khả năng liên kết với chất trung gian thần kinh, nằm thành nhóm và đối diện với màng trước xinap. Khi các chất trung gian thần kinh liên kết với các thụ quan của kênh, kênh sẽ mở ra và các ion khuếch tán qua các kênh nằm trên màng sau xinap. Cơ chế dẫn truyền tín hiệu nêu

trên được gọi là sự dẫn truyền trực tiếp qua xinap. Kết quả là tạo nên một điện thế sau xinap, tức là sự thay đổi điện thế màng của nơron sau xinap. Đối với một số xinap, chất trung gian thần kinh liên kết với kênh Na^+ và kênh K^+ do đó làm khuếch tán các ion Na^+ và K^+. Khi các kênh này mở, màng sau xinap bị giải phân cực khi điện thế màng đạt giá trị giữa năng lượng hoạt hóa của Kali và Natri. Sự hoạt hóa của các kênh Na^+ và kênh K^+ ở màng sau xinap dẫn đến sự phân cực và khử cực. Và như vậy, xung thần kinh được xuất hiện và truyền đi. Các chất trung gian thần kinh sau khi hoàn thành chức năng sẽ bị phân giải ở khe xinap hoặc được tái sử dụng bởi nơron trước xinap bằng cách vận chuyển trở lại và tích trữ lại trong bóng xinap để tái sử dụng. *Ví dụ*, chất trung gian thần kinh axetilcolin bị phân hủy bởi enzym axetilcolinesteraza có trong khe xinap, còn chất serotonin được tái sử dụng.



***Hình 4.11.* Cơ chế dẫn truyền gián tiếp qua xinap**

– Sự dẫn truyền gián tiếp qua xinap:

Trong sự dẫn truyền trực tiếp qua xinap thì chất trung gian thần kinh liên kết trực tiếp với kênh ion và làm mở kênh. Trong sự dẫn truyền gián tiếp qua xinap, chất trung gian thần kinh liên kết với thụ quan có trong màng nhưng không phải là thành phần của kênh ion. Phức hệ *chất trung gian thần kinh - thụ quan* sẽ hoạt hóa con đường dẫn truyền tín hiệu thông qua chất truyền tin thứ hai ở nơron sau xinap. Hiệu ứng dẫn truyền gián tiếp qua xinap diễn ra chậm hơn nhưng kéo dài hơn so với hiệu ứng dẫn truyền trực tiếp. *Ví dụ*, chất trung gian thần kinh norepinephrin gắn với thụ quan của nó tạo thành một phức hệ chất trung gian thần kinh - thụ

quan, phức hệ này sẽ hoạt hóa protein G, đến lượt mình protein G sẽ hoạt hóa enzym adenylxyclaza, là enzym chuyển hóa ATP thành *AMP vòng*. AMP vòng là chất thông tin thứ hai có tác động hoạt hóa enzym kinaza A. Enzym này photphorin hóa các kênh ion nằm trên màng sau xinap, làm mở hoặc đóng kênh. Bằng sự khuếch đại hiệu ứng con đường dẫn truyền thông tin, một phân tử chất trung gian thần kinh liên kết với một thụ quan có tác động làm mở hoặc đóng rất nhiều kênh ion của màng sau xinap.

– Các chất trung gian thần kinh và tác động của chúng (bảng 4.2).

Bảng 4.2. Một số chất trung gian thần kinh chủ yếu đã được nghiên cứu

Chất trung gian	Chức năng	Nơi chế tiết
Axetilcolin	Kích thích cơ xương, kích thích hoặc ức chế các phần khác của cơ thể	Trung ương thần kinh, thần kinh ngoại biên, liên kết cơ - thần kinh
Dẫn xuất của axit amin		
Norepinephrin	Kích thích hoặc ức chế	Trung ương thần kinh, thần kinh ngoại biên
Dopamin	Chủ yếu kích thích, có thể ức chế ở một số phần của cơ thể	Trung ương thần kinh, thần kinh ngoại biên
Serotonin	Chủ yếu ức chế	Trung ương thần kinh
Axit amin		
GABA (axit gamma aminobutiric)	Ức chế	Trung ương thần kinh, liên kết cơ - thần kinh ở động vật không xương sống
Glixin	Ức chế	Trung ương thần kinh
Glutamat	Kích thích	Trung ương thần kinh, liên kết cơ - thần kinh động vật không xương sống
Aspartat	Kích thích	Trung ương thần kinh
Peptit thần kinh		
Chất P	Kích thích	Trung ương thần kinh, thần kinh ngoại biên
Met–enkephalin (một loại endorphin)	Chủ yếu ức chế	Trung ương thần kinh

Mỗi một loại chất trung gian thần kinh liên kết với thụ quan riêng của mình, nhưng có một số chất trung gian thần kinh có đến hàng tá thụ quan khác nhau, mỗi một phức hệ tạo nên các hiệu ứng khác nhau trong nơron

sau xinap. Các dược phẩm thường tác động lên các thụ quan đặc trưng và là cơ sở khoa học trong điều trị các bệnh thần kinh.

+ Axetilcolin: Đây là một trong những chất trung gian thần kinh phổ biến nhất đối với động vật có xương sống cũng như không xương sống. Trong hệ thần kinh trung ương của động vật có xương sống, chúng có thể gây nên tác động ức chế hoặc kích thích tùy loại thụ quan. Trong xinap cơ - thần kinh, axetilcolin liên kết với thụ quan của kênh thụ quan có cổng trong tế bào cơ, gây nên điện thế hưng phấn sau xinap theo cách truyền thông tin trực tiếp. Chất nicotin cũng liên kết với các thụ quan như thế có trong thần kinh ngoại biên và một phần của thần kinh trung ương. Hiệu ứng sinh lý và tâm lý của nicotin là do nó có khả năng liên kết với thụ quan của axetilcolin. Trong cơ tim của động vật có xương sống, axetilcolin được tiết ra từ nơron phó giao cảm làm hoạt hóa protein G, gây nên 2 hiệu ứng: ức chế enzym adenylxyclaza và mở các kênh K^+ trên màng tế bào cơ. Cả 2 hiệu ứng này làm giảm sức co và tần số co của các tế bào cơ tim.

+ Dẫn xuất của các axit amin: Các chất trung gian này thường gây tác động dẫn truyền gián tiếp qua xinap, chủ yếu đối với hệ thần kinh trung ương. Tuy nhiên, norepinephrin cũng có tác động đối với hệ thần kinh ngoại biên. Dopamin và serotonin được tiết ra ở nhiều vị trí trong não và tác động lên giấc ngủ, tính khí, sự tập trung và học tập. Sự mất cân bằng của các chất trung gian thần kinh này liên quan đến một số bệnh thần kinh. *Ví dụ*, bệnh Parkinson là loại bệnh có liên quan đến sự thiếu hụt dopamin trong não. Một số thuốc có hoạt tính an thần như *LSD* và *mescalin* thường gây nên hiệu ứng ảo giác do chúng liên quan với thụ quan của dopamin và serotonin trong não. Bệnh trầm cảm thường được chữa trị bằng thuốc giúp làm tăng nồng độ của chất trung gian thần kinh dẫn xuất của axit amin trong não như norepinephrin hoặc serotonin. *Ví dụ*, thuốc *prozac* có tác dụng làm tăng cường tác dụng của serotonin bằng cách ức chế quá trình hấp thụ lại serotonin về nơron trước xinap sau khi chất này đã được giải phóng ra.

+ Axit amin và peptit: Bốn axit amin có tác dụng như là chất trung gian thần kinh trong hệ thần kinh trung ương là: GABA, glixin, glutamat và aspartat. GABA là chất trung gian thần kinh ở hầu hết các xinap ức chế ở trong não, vì nó sản sinh ra điện thế ức chế sau xinap bằng cách làm tăng tính thấm của màng sau xinap đối với ion Cl^-. Một số peptit, những chuỗi axit amin ngắn, là các chất trung gian thần kinh. Đa số nơron giải phóng một hoặc nhiều peptit cũng như các chất trung gian thần kinh không phải là peptit. Nhiều peptit được sản sinh bởi sự biến đổi từ protein sau dịch mã. *Ví dụ*, chất proenkephalin gồm 267 axit amin được cắt thành 4 chuỗi peptit gọi

là met - enkephalin có chứa 5 axit amin hoặc bị cắt thành các chuỗi peptit khác. Nói chung, các peptit tác động theo con đường dẫn truyền tín hiệu.

+ Chất P là peptit có vai trò chủ yếu là gây kích thích, có tác dụng điều hòa cảm giác đau, ngược lại, endorphin có chức năng an thần, làm giảm cảm giác đau. Các nhà hóa học thần kinh Candace Pert và Solomon Snyder ở trường Đại học Y khoa Johns Hopskins, vào những năm 1970 đã phát hiện ra thụ quan đặc trưng của morphin và heroin trong nơron của não. Các nghiên cứu về sau đã chứng minh rằng các *chất gây nghiện* liên kết với những thụ quan này bằng cách bắt chước endorphin - chất được sản sinh trong não trong những giai đoạn stress về thể chất hoặc tinh thần, chẳng hạn như khi sinh con. Ngoài tác dụng làm giảm đau, endorphin còn làm giảm lượng nước tiểu do nó kích thích tiết ADH, là hoocmon bài niệu, ức chế hô hấp, tạo ra sự hưng phấn và nhiều hiệu ứng khác. Một loại endorphin do thùy trước tuyến yên tiết ra (là một loại hoocmon) tác động lên các vùng nhất định của não là một *ví dụ* về sự phối hợp kiểm tra giữa hệ thần kinh và hệ nội tiết.

+ Các chất khí: Giống như các loại tế bào khác, một số nơron của trung ương thần kinh và thần kinh ngoại biên ở động vật có xương sống chế tiết ra các chất khí hòa tan như oxyt nitric (NO) và cacbon monoxyt (CO) có tác dụng như chất điều chỉnh cục bộ. *Ví dụ*, trong quá trình hưng phấn giao hợp ở đàn ông, một số nơron chế tiết NO vào mô cương cứng của dương vật. Để đáp ứng lại, các tế bào cơ trơn trong thành mạch máu của mô cương cứng của dương vật sẽ giãn ra, làm cho mạch máu mở rộng, dẫn đến tích tụ nhiều máu trong mô xốp của dương vật, tạo ra sự cương cứng. Thuốc *Viagra* có tác dụng làm tăng khả năng tạo và duy trì sự cương cứng thông qua việc ức chế enzym có tác dụng làm chậm hiệu ứng giãn cơ của NO.

CO được tổng hợp bởi enzym hem oxygenaza, có ở một số nơron nào đó trong não và thần kinh ngoại biên. Trong não, CO điều chỉnh sự giải phóng các hoocmon dưới đồi não. Trong hệ thần kinh ngoại biên, chúng lại đóng vai trò là các chất trung gian thần kinh ức chế gây nên hiệu ứng quá phân cực của các tế bào cơ trơn của ruột.

Không giống các chất trung gian thần kinh điển hình, NO và CO không được tích trữ trong các bóng xinap; các tế bào sẽ tổng hợp chúng khi có nhu cầu. Các khí này khuếch tán vào trong tế bào đích bên cạnh và gây nên sự thay đổi, và bị phân hủy - tất cả chỉ diễn ra trong vài giây. Trong đa số các tế bào đích, kể cả tế bào cơ trơn, NO có tác dụng như nhiều loại hoocmon, gây kích thích enzym bám màng tổng hợp chất truyền tin thứ hai gây nên tác động trực tiếp lên quá trình trao đổi chất của tế bào.

4.3. CẢM ỨNG VẬN ĐỘNG Ở ĐỘNG VẬT

Thực vật cũng như nấm cảm ứng vận động một cách thụ động bằng sự sinh trưởng, hoặc nhờ gió, hoặc nước. Đa số động vật đáp ứng lại kích thích của môi trường một cách chủ động bằng sự chuyển động. *Ví dụ*, con rắn có thể bò trên cát nhờ sự chuyển động nhịp nhàng của hệ cơ thân, con người đi và chạy nhờ sự co cơ của thân và tứ chi. Nói chung, đa số động vật không xương sống và có xương sống đều chuyển động bằng co cơ. *Ví dụ*, một con muỗi bay là do sự co rút của hệ cơ bay, một con giun đất chuyển động được trong đất là do sự chuyển động của cơ thân thể của chúng. Sự chuyển động của động vật chủ yếu là nhờ hệ cơ và hệ xương.

4.3.1. Hệ xương

Sự vận động của động vật được thực hiện thông qua lực của các cơ tác động lên hệ xương. Đối với giới động vật, có ba hệ xương: hệ xương thủy tĩnh, hệ xương ngoài và hệ xương trong.

a) Hệ xương thủy tĩnh thường thấy ở các động vật không xương sống thân mềm, chẳng hạn như giun đất và sứa. Trong trường hợp này, xoang chứa dịch được bao quanh bởi những sợi cơ tạo ra áp lực của chất dịch khi cơ co. *Ví dụ*, đối với giun đất, sự co cơ vòng bắt đầu ở phía trước và ép cơ thể để áp suất chất dịch đẩy con giun về phía trước. Sự co cơ dọc sẽ đảm nhiệm việc đẩy phần còn lại của cơ thể.

b) Hệ xương ngoài bao quanh cơ thể như một vỏ bao ngoài cơ thể của đa số động vật. Động vật chân khớp, như giáp xác và côn trùng, có hệ xương ngoài cấu tạo từ kitin (là một loại polysaccarit). Động vật với bộ xương ngoài không thể có kích thước lớn vì nếu thế thì bộ xương ngoài sẽ phải dày hơn và nặng hơn, để cơ thể động vật không bị xẹp xuống khi nó lớn lên. Nếu côn trùng có kích thước bằng con người thì bộ xương ngoài của chúng phải rất dày và rất nặng. Điều này khiến chúng khó vận động được.

Đối với một số giáp xác, *ví dụ* như tôm hùm, bộ xương ngoài được thấm thêm muối canxi và trở nên cứng chắc hơn. Đối với một số chân khớp có bộ xương ngoài thường có hiện tượng lột xác tạo điều kiện cho sự sinh trưởng, sau mỗi lần lột xác thì bộ xương được tái tạo lại.

c) Hệ xương trong thường có ở động vật có xương sống và động vật da gai, là nơi bám của các cơ vận động. Động vật da gai có bộ xương trong gồm những tấm xương cứng dưới da. Tấm xương cấu tạo từ các tinh thể cacbonat magie và cacbonat canxi và được bao bởi các sợi protein. Đối với sao biển, các tấm xương này liên kết với nhau một cách lỏng lẻo, nên sao biển có thể thay đổi các cánh tay của nó. Động vật có xương sống có bộ xương bằng sụn hoặc xương, có hình dạng bên ngoài mềm và linh hoạt giúp tạo điều kiện

thuận lợi cho sự vận động của hệ xương trong. Hệ xương trong của động vật có xương sống cấu tạo gồm các xương đơn lẻ được khớp với nhau một cách linh hoạt, tạo thuận lợi cho sự vận động. Hơn nữa, khác với hệ xương kitin, hệ xương của động vật có xương sống được cấu tạo từ tế bào và mô sống có khả năng sinh trưởng, tự sửa chữa và tái sinh đáp ứng với các tác động gây hại của môi trường.

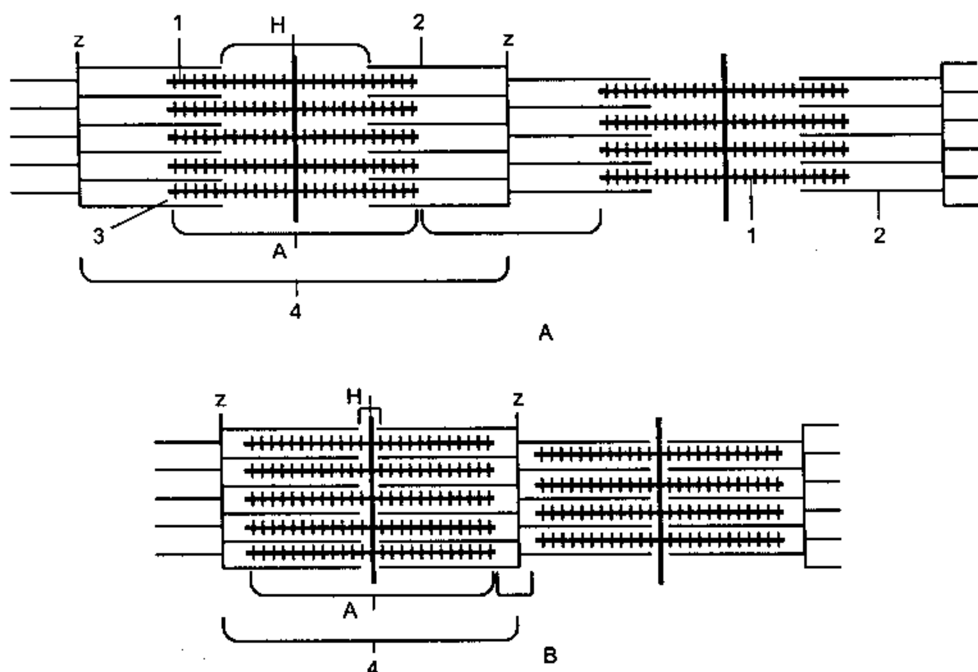
4.3.2. Hệ cơ

Ở mức độ tế bào tất cả cử động của động vật đều dựa trên một trong hai hệ thống co rút và đều tiêu thụ năng lượng để chuyển động các sợi protein. Hai hệ thống chuyển động tế bào là chuyển động của vi ống và chuyển động của vi sợi. Vi ống là cơ sở chuyển động của lông và roi, còn vi sợi là cơ sở chuyển động amip cũng như chuyển động co cơ. Hoạt động của cơ là luôn luôn co rút và cơ chỉ có thể giãn ra một cách thụ động. Như vậy, khả năng chuyển động của một phần cơ thể theo hướng đối lập đòi hỏi cơ phải được nối liền với xương theo từng cặp đối lập, trong đó mỗi thành viên của cặp hoạt động đối lập với thành viên kia. *Ví dụ*, khi ta co cẳng tay, cơ nhị đầu co, điểm khớp nối của khủy tay hoạt động giống như điểm tựa của đòn bẩy. Để duỗi cẳng tay ra, chúng ta phải làm giãn cơ nhị đầu và co cơ tam đầu nằm ở phía bên kia của xương cánh tay.

a) Cơ xương ở động vật có xương sống

– Cấu trúc của cơ xương:

Cơ xương của động vật có xương sống còn được gọi là cơ vân, bám vào xương và chịu trách nhiệm cho cử động của xương, có cấu tạo từ hệ thống gồm những đơn vị cấu tạo sợi có kích thước nhỏ dần. Cơ của động vật có xương sống bao gồm một bó những sợi dài chạy song song với chiều dài của cơ. Mỗi sợi là một hợp bào có nhiều nhân, cho thấy nó được cấu tạo từ sự kết hợp của nhiều tế bào phôi. Một sợi cơ là một bó gồm nhiều sợi rất bé được gọi là tơ cơ (miofibril) được sắp xếp dọc sợi cơ. Tơ cơ đến lượt nó, lại được cấu tạo từ hai loại vi sợi (miofilament): một loại vi sợi mảnh và một loại vi sợi dày. Loại vi sợi mảnh có đường kính khoảng 5 - 7nm là gồm có vi sợi *actin* liên kết với sợi protein *tropomiozin* cuộn xoắn quanh nhau. Vi sợi dày có kích thước lớn hơn (khoảng 10nm) là vi sợi *miozin*. Trong tơ cơ các vi sợi actin và vi sợi miozin xếp xen kẽ nhau tạo cho sợi cơ xương có tính đặc thù là cấu tạo vân ngang nhạt (tạo nên đĩa I) và vân ngang đậm (tạo nên đĩa A) xen kẽ nhau, do đó cơ xương thường được gọi là cơ vân. Về thực chất đĩa I chỉ gồm các vi sợi mảnh (actin), còn đĩa A gồm vi sợi dày (miozin) và cả vi sợi mảnh (actin) (hình 4.12)



Hình 4.12. **Cấu trúc của tơ cơ vân**

A. Tơ cơ ở trạng thái giãn. B. Tơ cơ ở trạng thái co.

1. Vi sợi dày; 2. Vi sợi mảnh; 3. Đầu của vi sợi miozin; 4. Tiết cơ.

Mỗi đơn vị lặp lại gồm một đĩa A và hai nửa đĩa I được gọi là một tiết cơ (sarcomere), hay là một đơn vị co cơ cơ bản của cơ. Các ranh giới của một tiết cơ, được gọi là các đường Z, là đường nối các vi sợi mảnh của đĩa I với nhau và tạo thành các vạch quan sát thấy dưới kính hiển vi. Trong đĩa A vùng chỉ gồm các vi sợi dày được gọi là giải H (hình 4.12). Sự sắp xếp các sợi dày và mảnh như vậy chính là cơ sở để giải thích sự co cơ.

– Cơ chế co cơ. Mô hình sợi trượt của hiện tượng co cơ:

Theo mô hình này, cả vi sợi mảnh và vi sợi dày đều không thay đổi về chiều dài khi các tiết cơ co ngắn lại, mà các vi sợi sẽ trượt lên nhau theo chiều dọc các sợi, làm tăng sự xen kẽ giữa các vi sợi. Kết quả là vùng chỉ có vi sợi mảnh (đĩa I) và vùng chỉ có sợi dày (giải H) co lại (hình 4.12B).

Sự trượt của các vi sợi dựa trên sự tương tác giữa các phân tử actin và miozin - những phân tử cấu tạo nên các vi sợi mảnh và các vi sợi dày. Mỗi phân tử miozin gồm một phần "đuôi" dài và một phần "đầu" tròn vươn ra ngoài. Phần đuôi bám vào các đuôi của những phân tử miozin khác tạo thành vi sợi dày. Phần đầu là vị trí trung tâm của các phản ứng sinh năng lượng cho các quá trình co cơ bởi vì phần đầu có hoạt tính enzym ATPaza có

khả năng gắn với ATP và thuỷ phân ATP thành ADP và gốc photphat. Sự thuỷ phân ATP sẽ từng bước làm cho miozin liên kết với actin tạo thành phức hệ *actomiozin*, hình thành cầu ngang và kéo vi sợi mảnh về trung tâm của tiết cơ. Cầu ngang này bị phá vỡ khi một phân tử ATP mới bám vào đầu miozin. Cứ như thế, một đầu tự do khác sẽ thuỷ phân một phân tử ATP mới và bám vào một vị trí bám mới trên phân tử actin khác tiếp theo trên vi sợi mảnh. Mỗi một trong khoảng 350 đầu của vi sợi dày hình thành và tái hình thành khoảng 5 cầu nối trong một giây, kết quả làm cho các vi sợi chuyển động trượt lên nhau.

Một sợi cơ điển hình ở trạng thái nghỉ chỉ chứa đủ lượng ATP cho một số lần co cơ. Năng lượng cần cho quá trình co cơ lặp lại nhiều lần được dự trữ trong hai thành phần khác: creatin photphat và glicogen. Creatin photphat có thể nhanh chóng tạo ra ATP bằng cách chuyển nhóm photphat cho phân tử ADP. Phần dự trữ creatin photphat còn lại đủ để duy trì co cơ khoảng 15 giây. Glicogen bị chuyển hóa thành glucoz, glucoz được sử dụng để tổng hợp ATP thông qua con đường đường phân hoặc hô hấp hiếu khí. Sử dụng glucoz từ nguồn glicogen dự trữ của sợi cơ, con đường đường phân có thể duy trì co cơ trong khoảng 1 phút, còn hô hấp hiếu khí có thể duy trì co cơ trong khoảng gần một giờ đồng hồ.

– Vai trò của ion Ca^{2+} và các protein điều hoà:

Một sợi cơ co chỉ khi bị kích thích bởi một nơron vận động. Khi sợi cơ ở trạng thái nghỉ, các vị trí gắn miozin trên vi sợi mảnh bị che khuất bởi các protein điều hoà gọi là *tropomiozin*. Để sợi cơ co được thì những vị trí gắn miozin của vi sợi mảnh phải được giải phóng khỏi tropomiozin, mà điều đó chỉ xảy ra khi các ion Ca^{2+} bám vào một tập hợp gồm những protein điều hoà khác, gọi là phức hợp *troponin*, là phức hệ điều khiển sự chuyển dịch vị trí của tropomiozin trên sợi mảnh. Ion Ca^{2+} bám vào phức hợp troponin thì sẽ làm cho phức hợp tropomiozin - troponin thay đổi, để lộ ra các vị trí gắn miozin trên vi sợi mảnh. Khi trong bào tương có ion Ca^{2+}, các vi sợi dày và mảnh sẽ trượt lên nhau và sợi cơ sẽ co. Khi nồng độ ion Ca^{2+} giảm thì các vị trí bám miozin của actin sẽ bị tropomiozin chiếm chỗ và che khuất, khiến cho sự co cơ ngừng lại.

Kích thích dẫn đến co cơ ở cơ xương là một điện thế hoạt động của nơron vận động truyền từ nơron này đến sợi cơ qua khe xinap giữa nơron vận động và sợi cơ. Màng cuối xinap của nơron vận động giải phóng ra các phân tử trung gian thần kinh axetilcolin, làm khử cực sợi cơ và khiến cho tế bào cơ sinh ra một điện thế hoạt động. Điện thế hoạt động này truyền sâu vào bên trong sợi cơ dọc theo những chỗ gấp của màng sinh chất gọi là hệ thống ống T. Các ống T liên kết chặt chẽ với lưới nội chất của sợi cơ. Khi sợi

cơ ở trạng thái nghỉ thì màng của lưới nội chất bơm Ca^{2+} từ bào tương vào trong lưới nội chất để tích luỹ Ca^{2+}. Khi sợi cơ tạo ra một điện thế hoạt động, các kênh Ca^{2+} của mạng lưới nội chất được mở ra và bơm Ca^{2+} vào bào tương. Các ion Ca^{2+} liên kết với phức hệ troponin dẫn đến làm co sợi cơ. Sự co cơ ngừng lại khi mạng lưới nội chất bơm Ca^{2+} ra khỏi bào tương, và tropomiozin che khuất vị trí bám miozin của vi sợi mảnh.

Một số bệnh gây nên bại liệt là sự truyền kích thích của nơron vận động đến các sợi cơ xương bị ngăn cản. Chất độc tiết ra bởi vi khuẩn *Clostridium botulinum* thường có trong thức ăn nhiễm trùng gây nên bại liệt cơ do ức chế quá trình giải phóng axetilcolin từ nơron vận động. Người ta thường sử dụng chất độc đó để tiêm vào cơ mặt để loại bỏ vết nhăn ở mặt trong "liệu pháp Botox". Bệnh nhược cơ nặng (Myasthenia gravis) là một bệnh tự miễn dịch, trong đó cơ thể người bệnh sinh ra các kháng thể chống lại thụ quan của axetilcolin nằm trên màng sợi cơ. Số lượng thụ quan giảm đi, và sự dẫn truyền qua xinap giữa nơron vận động và các sợi cơ kém hiệu quả hơn.

– Các dạng sợi cơ vân:

Tất cả các sợi cơ vân đều co rút khi bị kích thích bởi điện thế hoạt động của nơron vận động, nhưng tốc độ co rút khác nhau tuỳ dạng sợi cơ. Sự khác biệt này chủ yếu phụ thuộc vào tốc độ thuỷ phân ATP của các đầu miozin (ATPaza). Dựa vào tốc độ co cơ, người ta phân biệt các sợi cơ thuộc các loại co nhanh và co chậm. Các sợi co nhanh được sử dụng cho sự co rút mạnh, nhanh, trong thời gian ngắn. Còn các sợi co chậm thường có trong các cơ duy trì tư thế cơ thể thì thường co trong thời gian dài. Sợi chậm có ít lưới nội chất hơn, và ít bơm Ca^{2+} hơn so với sợi nhanh, nhưng các ion Ca^{2+} được duy trì trong bào tương lâu hơn. Những nguyên nhân trên đây làm cho các sợi cỏ chậm có thời gian co dài hơn 5 lần so với sợi nhanh.

Một tiêu chí khác để phân loại sợi cơ là con đường chuyển hóa mà sợi cơ sử dụng để sản sinh ATP. Những sợi cơ chủ yếu hô hấp hiếu khí được gọi là *sợi oxy hóa,* còn những sợi sử dụng con đường đường phân để sản sinh ATP được gọi là các *sợi đường phân*. Những sợi oxy hóa được cấu tạo thích nghi với sự sử dụng nguồn năng lượng chủ yếu. Chúng có nhiều ty thể, giàu mạch máu và có nhiều protein tích trữ oxy là mioglobin - là sắc tố màu đỏ nâu trong thịt gia cầm và cá, có khả năng liên kết với oxy chắc hơn so với hemoglobin. Vì vậy, nó lấy được oxy từ máu hiệu quả hơn. Tất cả những sợi cơ đường phân đều là sợi cơ co nhanh, còn các sợi oxy hóa có thể là sợi co nhanh hoặc co chậm. Như vậy, căn cứ vào cả hai tính chất là tốc độ co cơ và tốc độ tổng hợp ATP, người ta phân biệt ba dạng sợi cơ chủ yếu sau đây: sợi oxy hóa chậm, sợi oxy hóa nhanh và sợi đường phân nhanh (Bảng 4.3).

Bảng 4.3. Các loại sợi cơ vân

	Sợi oxy hóa chậm	Sợi oxy hóa nhanh	Sợi đường phân nhanh
Tốc độ co	Chậm	Nhanh	Nhanh
Hoạt tính ATPaza của miozin	Chậm	Nhanh	Nhanh
Con đường tổng hợp ATP chủ yếu	Hô hấp hiếu khí	Hô hấp hiếu khí	Đường phân
Tốc độ mỏi	Chậm	Trung bình	Nhanh
Đường kính sợi	Bé	Trung bình	Lớn
Ty thể	Nhiều	Nhiều	Ít
Mao mạch	Nhiều	Nhiều	Ít
Lượng myoglobin	Cao	Cao	Thấp
Màu sắc	Đỏ	Từ đỏ đến hồng	Trắng

Đa số cơ xương của người chứa cả ba loại sợi cơ, tuy nhiên cơ mắt và cơ bàn tay không có các sợi oxy hóa chậm. Trong các cơ có lẫn sợi chậm và sợi nhanh thì tỷ lệ giữa các loại sợi này được quyết định bởi yếu tố di truyền. Những sợi cơ như vậy khi được sử dụng nhiều lần và lâu dài thì các sợi đường phân nhanh có thể phát triển thành các sợi oxy hóa nhanh. Do các sợi oxy hóa nhanh có quá trình mỏi đến chậm hơn so với những sợi đường phân nhanh, toàn bộ cơ có khả năng chống lại hiện tượng mỏi hiệu quả hơn.

b) Cơ xương, cơ tim và cơ trơn

Đối với động vật có xương sống, ngoài cơ xương đã mô tả ở trên còn có hai loại cơ khác là cơ tim và cơ trơn.

– Cơ tim:

Cơ tim chỉ cấu tạo nên tim. Giống như cơ xương, cơ tim thuộc loại cơ vân, tuy nhiên khác với cơ vân ở chỗ các sợi cơ tim có tính tích điện và khác về các đặc tính của màng tế bào cơ. Trong khi các sợi cơ xương không sản sinh điện thế hoạt động nếu không có kích thích từ nơron vận động, thì các tế bào cơ tim có các kênh ion trong màng sinh chất, do đó dẫn đến sự giải phân cực màng khi không có tác động của hệ thần kinh. Điện thế hoạt động của các tế bào cơ tim kéo dài lâu hơn 20 lần so với các sợi cơ xương và đóng vai trò chủ đạo trong sự kiểm tra thời gian co rút của tim. Các màng sinh chất của những tế bào cơ tim nằm cạnh nhau liên kết với nhau nhờ các đĩa liên kết, tạo nên sự dẫn truyền điện trực tiếp giữa các tế bào cơ tim. Như vậy, điện thế hoạt động bắt đầu từ một tế bào trong một phần của tim sẽ nhanh chóng lan toả sang các tế bào cơ tim khác, làm cho toàn bộ tim co rút.

– Cơ trơn:

Cơ trơn có chủ yếu trong thành các cơ quan rỗng, *ví dụ* như các thành

mạch máu và thành ống tiêu hóa. Khác với cơ vân, cơ trơn gồm các tế bào cơ trơn riêng lẻ không có cấu tạo vân ngang vì các vi sợi actin và miozin của chúng không xếp xen kẽ dọc theo chiều dài của tế bào cơ. Thay vào đó, các vi sợi dày xuyên qua tế bào chất, còn các vi sợi mảnh liên kết với nhau tạo thành thể đặc và bám vào màng sinh chất. Trong tế bào cơ trơn, các vi sợi miozin không liên kết đặc thù với các vi sợi actin, hơn nữa tế bào cơ trơn không có phức hệ troponin và hệ thống ống T, lưới nội chất của chúng không phát triển. Cơ trơn co rút tương đối chậm và co với thời gian dài hơn so với cơ vân. Một số cơ trơn co rút chỉ khi có sự kích thích từ nơron của hệ thần kinh tự động. Những cơ trơn khác có thể sản sinh điện thế hoạt động không cần kích thích từ nơron vận động mà do sự dẫn truyền điện từ các tế bào cơ trơn khác.

Động vật không xương sống có các tế bào cơ tương tự như tế bào cơ trơn và cơ vân như của động vật có xương sống. Hệ cơ xương của động vật chân khớp gần giống với hệ cơ xương của động vật có xương sống. Tuy nhiên, cơ bay của côn trùng có khả năng co rút nhịp nhàng và độc lập, làm cho cánh của chúng cử động nhanh hơn so với khi có điện thế hoạt động đến từ hệ thần kinh. Hơn nữa, các vi sợi dày của cơ côn trùng có chứa loại protein, được gọi là *paramiozin*, có khả năng duy trì co cơ trong thời gian rất dài song tiêu phí ít năng lượng.

4.3.3. Các dạng chuyển động của động vật

Hoạt động chuyển động là vấn đề sống còn của động vật. Để tìm kiếm thức ăn, động vật phải chuyển động trong môi trường không khí, nước, đất. Mặc dù hải miên sống tĩnh tại nhưng chúng luôn luôn co rút các roi (cơ quan vận động) để tạo nên dòng nước và bắt những con mồi bé nhỏ. Động vật ruột khoang sống tĩnh tại có nhiều xúc tu để bắt mồi. Đa số động vật sống chuyển động và tiêu thụ phần lớn năng lượng để săn bắt mồi, để lẩn trốn kẻ thù và để cặp đôi sinh sản. Các dạng vận động của động vật rất đa dạng. Đa số động vật biết bơi. Trên cạn và dưới đáy đại dương và ao hồ, động vật bò, đi, chạy, nhảy. Một số ít động vật biết bay, chẳng hạn như côn trùng, chim, một số động vật có vú. Nhiều bò sát cổ biết bay sống cách đây hàng chục triệu năm. Tất cả các dạng chuyển động đòi hỏi tiêu phí năng lượng để thắng được hai lực là lực ma sát và trọng lực. Năng lượng tiêu thụ được cung cấp từ ATP lấy từ quá trình hô hấp tế bào.

a) Chuyển động dưới nước - bơi

Môi trường nước là môi trường đậm đặc hơn so với không khí nên chiến thắng được lực ma sát là vấn đề chủ yếu đối với các động vật ở nước. Đa số động vật ở nước có dạng hình thoi, thích nghi với chuyển động bơi nhanh. Nhiều côn trùng và động vật có xương sống sử dụng chân như những chiếc

bơi chèo để bơi. Một số động vật như mực, một số xoang tràng bơi theo kiểu phản lực, bằng cách lấy nước và phun nước nhanh và mạnh ra ngoài. Cá mập và cá xương bơi bằng chuyển động vận động cơ thể và đuôi theo kiểu lắc ngang, còn cá voi và các động vật có vú ở nước thì vận động thân và đuôi theo kiểu lên xuống.

b) Chuyển động trên cạn

Trên cạn các động vật đi, chạy, nhảy hoặc bò phải có khả năng tự nâng đỡ cơ thể và chiến thắng trọng lực. Khi động vật ở cạn chuyển động thì các cơ chi của chúng phải tiêu phí năng lượng để tạo lực đẩy và để giữ cho cơ thể không bị ngã xuống. Đối với sự chuyển động ở trên cạn thì lực co rút của cơ và sức chống đỡ của bộ xương là quan trọng hơn nhiều so với hình dạng cơ thể. Các động vật có xương sống khác nhau có nhiều kiểu chuyển động thích nghi khác nhau với môi trường trên cạn. *Ví dụ*, kanguru có các cơ chi sau lớn và mạnh tạo điều kiện chuyển động nhảy theo kiểu hoạt động của lò xo. Nhiều động vật ở cạn cũng chuyển động theo kiểu lò xo. Chi của côn trùng, của chó và chân của người có khả năng tích luỹ năng lượng khi đi hoặc chạy.

Sự duy trì cân bằng cơ thể là điều kiện quan trọng để chuyển động đi, chạy nhảy. Kanguru có đuôi lớn thích nghi duy trì cân bằng cơ thể của chúng trong các bước nhảy và tạo nên dạng kiềng ba chân với hai chân sau khi con vật ngồi hoặc chuyển động chậm. Tương tự, các động vật bốn chân như mèo, chó hoặc ngựa khi đi đều phải có ba chân chạm đất. Những động vật đi bằng hai chân như người và chim khi đi thì phải có ít nhất một phần của bàn chân chạm đất. Khi động vật chạy thì bốn chân (hoặc hai chân) có thể nâng lên khỏi mặt đất trong thời gian rất ngắn, còn khi chạy nhanh, cần phải duy trì tư thế cơ thể thẳng đứng khi chân chạm đất.

Trong chuyển động bò, cơ thể con vật tiếp xúc với nền đất, con vật cần chiến thắng lực ma sát. Giun đất chuyển động bằng những cử động lượn sóng nhịp nhàng. Rắn và trăn bò bằng cách uốn lượn toàn bộ cơ thể. Rắn và trăn nhờ sự co cơ đặc biệt có thể dựng cơ thể lên và tung thân khỏi mặt đất.

c) Chuyển động bay

Chiến thắng trọng lực là vấn đề chủ yếu của chuyển động bay vì cánh phải nhẹ để chiến thắng trọng lực. Hình dạng cánh là yếu tố quan trọng đối với hoạt động bay. Động vật bay có khối lượng cơ thể nhẹ từ vài gam đối với côn trùng đến khoảng 20kg đối với những loài chim lớn. Động vật bay có cấu tạo cơ thể thích nghi làm giảm khối lượng cơ thể. *Ví dụ*, chim không có bóng đái và răng, một buồng trứng tiêu giảm. Thân chim có dạng hình thoi thích nghi có tác dụng giảm ma sát của không khí khi bay.

d) Năng lượng chuyển động

Năng lượng tiêu thụ cho chuyển động phụ thuộc vào dạng chuyển động,

khối lượng cơ thể và điều kiện môi trường. Động vật chạy tiêu thụ nhiều năng lượng trên một đơn vị khoảng cách chuyển động (mét) hơn so với động vật bơi cùng khối lượng vì khi đi và chạy cần chiến thắng trọng lực nhiều hơn. Chuyển động bơi ít tiêu phí năng lượng nhất. Động vật bay tiêu phí nhiều năng lượng hơn động vật bơi và động vật chạy có cùng khối lượng. Động vật có khối lượng cơ thể lớn chuyển động kém hiệu quả hơn so với động vật bé nhỏ. *Ví dụ*, một con ngựa nặng 450kg tiêu thụ ít năng lượng trên một kg thể trọng hơn so với con mèo nặng 4kg chuyển động cùng khoảng cách. Như vậy, động vật bé tiêu thụ năng lượng cho chuyển động nhiều hơn động vật lớn.

4.4. TẬP TÍNH ĐỘNG VẬT

4.4.1. Định nghĩa tập tính

Tập tính ở động vật là chuỗi những phản ứng trả lời lại kích thích của môi trường bên trong cũng như bên ngoài cơ thể, nhờ đó mà động vật tồn tại và phát triển.

4.4.2. Các loại tập tính

Tập tính được phân biệt thành hai nhóm chính dựa vào các đặc điểm của tập tính của động vật. Đó là tập tính bẩm sinh và tập tính thứ sinh (tập tính có được do học tập trong đời sống).

a) Tập tính bẩm sinh là những hoạt động cơ bản của cơ thể động vật mà ngay từ khi sinh ra đã có, không cần qua học hỏi và rèn luyện. Tập tính bẩm sinh mang tính bản năng, được di truyền từ bố mẹ, không thay đổi và không chịu ảnh hưởng của điều kiện và hoàn cảnh sống.

b) Tập tính thứ sinh là loại tập tính được hình thành trong quá trình sống do học tập hoặc do có sự bàn giao/ảnh hưởng giữa các cá thể cùng loài. Đối với các động vật với bậc tiến hóa càng cao thì loại tập tính này càng được thể hiện nhiều.

c) Tập tính hỗn hợp

Ngoài hai loại tập tính kể trên còn có thể kể đến một loại tập tính khác. Đó là *tập tính hỗn hợp*, là sự phối hợp giữa tập tính bẩm sinh và tập tính thứ sinh. *Ví dụ*, hoạt động rình mồi và phóng lưỡi bắt mồi của loài cóc là các tập tính bẩm sinh, song hoạt động tránh con mồi (chẳng hạn như ong bò vẽ) lại là tập tính thứ sinh.

4.4.3. Một số tập tính ở động vật và người

a) Tập tính ở động vật

– Tập tính kiếm mồi và săn mồi:

Các tập tính này chủ yếu là các tập tính thứ sinh, được hình thành trong quá trình sống, học từ bố mẹ hoặc đồng loại, hoặc qua trải nghiệm của bản thân. Đối với các động vật ăn thịt, hình ảnh, mùi của con mồi hay âm thanh do con mồi tạo ra (như tiếng sột soạt của cành lá khi con mồi chạm phải, tiếng kêu của con mồi) dẫn đến tập tính rình mồi, rượt đuổi con mồi để tấn công và vồ mồi. Trái lại đối với con mồi, khi phát hiện ra kẻ thù nguy hiểm thì có tập tính lẩn trốn, bỏ chạy hoặc tự vệ. Đối với động vật ở các bậc tiến hóa càng cao với hệ thần kinh càng phát triển thì các tập tính càng phong phú và phức tạp. Để tồn tại và phát triển, các động vật có nhu cầu tìm kiếm thức ăn nói chung và săn mồi riêng. Đó cũng chính là các tập tính bảo đảm cho sự sống còn của các loài động vật.

– Tập tính sinh sản:

Động vật cũng như mọi sinh vật khác chỉ có thể duy trì được nòi giống thông qua sinh sản. Các tập tính sinh sản phần lớn là các tập tính bẩm sinh, mang tính bản năng. Tập tính sinh sản thường bao gồm nhiều pha hoạt động kế tiếp nhau, thể hiện dưới dạng chuỗi phản xạ. Phản xạ khởi đầu là do một kích thích của môi trường ngoài như thời tiết (nhiệt độ, độ ẩm), ánh sáng, âm thanh, v.v... tác động vào các giác quan (như thị giác, thính giác, khứu giác, xúc giác, v.v...) hay do kích thích từ môi trường bên trong như tác động của các hoocmon sinh dục gây nên hiện tượng chín sinh dục và chuẩn bị cho sự sinh sản (hiện tượng ve vãn, khoe mẽ, tỏ tình, xây tổ, ấp trứng, chăm sóc và bảo vệ con non ở nhiều loài chim).

– Tập tính bảo vệ vùng lãnh thổ:

Chiếm giữ và bảo vệ lãnh thổ là một biểu hiện tập tính quan trọng ở giới động vật, từ các động vật bậc thấp đến các nhóm động vật bậc cao. Chẳng hạn, các động vật thuộc lớp Thú dùng các chất tiết ra từ tuyến thơm, nước tiểu, v.v... để đánh dấu và xác định vùng lãnh thổ của chúng. Chúng chiến đấu với những kẻ xâm phạm đến lãnh thổ của chúng bằng các trận giao tranh quyết liệt để bảo vệ nguồn thức ăn và nơi ở. Ngoài ra, đấu tranh bảo vệ lãnh thổ cũng là cơ hội để lựa chọn bạn tình. Con cái thường chọn con đực to khoẻ vì con đực này có khả năng chiếm được và bảo vệ vùng lãnh thổ, nó chắc có nguồn gen tốt và sẽ sản sinh thế hệ con khỏe mạnh, giúp duy trì và phát triển nòi giống.

– Tập tính di cư:

Đây là tập tính rất phức tạp, thể hiện trong hiện tượng di cư của một số loài chim, cá, v.v... Những loài này thường di cư định kỳ hằng năm theo mùa. Khi mùa đông đến, do thời tiết lạnh giá và do thiếu thức ăn nên nhiều loài chim ở phương Bắc thường vượt qua hàng ngàn, hàng vạn cây số để di cư về phương nam ấm áp với thức ăn phong phú. Song đến mùa xuân,

chúng lại quay trở lại phương Bắc. *Ví dụ*, ở Việt Nam, các đàn sếu, ngỗng trời và vịt trời di cư đến vào khoảng tháng 11, nhưng đến tháng 3 năm sau, chúng lại bay đi hầu hết. Trong mùa sinh sản, một số loài cá biển như cá trích, cá mòi, v.v... di cư vào cửa sông để đẻ trứng, rồi lại quay về biển.

– Tập tính học tập:

Nhiều tập tính của động vật hình thành và biến đổi được là do học tập. Có nhiều hình thức học tập khác nhau. Dưới đây là một số hình thức học tập:

+ Quen nhờn: Đây là hình thức học tập đơn giản nhất. Động vật phớt lờ, không trả lời kích thích lặp lại nhiều lần nếu những kích thích đó không kèm theo sự nguy hiểm nào. *Ví dụ*, mỗi khi có bóng đen từ trên cao ập xuống, gà con vội vàng chạy đi ẩn nấp; nếu bóng đen lặp lại nhiều lần mà không kèm theo nguy hiểm nào thì gà con sẽ không chạy đi ẩn nấp nữa.

+ In vết: Tập tính này có ở nhiều loài động vật. *Ví dụ*, ngay sau khi mới nở, chim non có "tính bám" và đi theo các vật chuyển động mà chúng nhìn thấy trước tiên, thường là chim mẹ. Tuy nhiên, nếu không có bố mẹ, chim non có thể "in vết" những con chim khác loài, con người hay bất cứ vật chuyển động nào khác. Tập tính in vết có hiệu quả nhất ở giai đoạn động vật mới được sinh ra vài giờ đồng hồ cho đến hai ngày, sau giai đoạn đó, hiệu quả in vết thấp hẳn.

+ Điều kiện hóa: Tập tính này có hai dạng: điều kiện hóa đáp ứng (kiểu Pavlov) và điều kiện hóa hành động (kiểu Skinner).

Điều kiện hóa đáp ứng là sự hình thành mối liên kết mới trong hệ thần kinh trung ương dưới tác động của các kết hợp kích thích đồng thời. *Ví dụ*, I. Pavlov làm thí nghiệm vừa đánh chuông, vừa cho chó ăn. Sau một số lần phối hợp như vậy, chỉ cần nghe tiếng chuông, chó đã tiết nước bọt. Sở dĩ như vậy là do hệ thần kinh trung ương đã hình thành mối liên hệ thần kinh mới dưới tác động của 2 kích thích đồng thời.

Điều kiện hóa hành động là hình thức học "thử và sai". Đây là kiểu liên kết một hành vi của động vật với một phần thưởng hoặc phạt và tiếp sau đó động vật chủ động lặp lại các hành vi đó. *Ví dụ*, B.F. Skinner thả chuột vào lồng thí nghiệm. Trong lồng có một cái bàn đạp gắn với thức ăn. Khi chuột chạy trong lồng và đạp phải bàn đạp thì thức ăn rơi ra. Sau một số lần ngẫu nhiên đạp phải bàn đạp và có thức ăn, mỗi khi thấy đói, chuột chủ động chạy đến bàn đạp lấy thức ăn.

+ Học ngầm: Đây là kiểu học một cách không có ý thức, không biết rõ là mình đã học được. Sau này, khi có nhu cầu thì kiến thức đó tái hiện giúp động vật giải quyết được tình huống tương tự. *Ví dụ*, nếu thả chuột vào một khu vực có rất nhiều đường đi, nó sẽ chạy đi thăm dò tìm hiểu đường đi lối

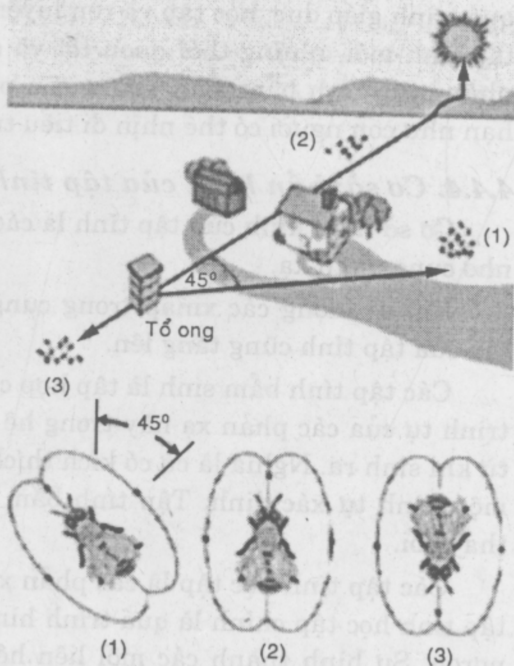
lại. Nếu sau đó, người ta cho thức ăn vào, con chuột đó sẽ tìm đường đến nơi có thức ăn nhanh hơn nhiều so với những con chuột chưa đi thăm dò đường đi ở khu vực đó. Còn đối với động vật hoang dã, những nhận thức về môi trường xung quanh giúp chúng nhanh chóng tìm được thức ăn và tránh loài săn mồi.

+ Học khôn: Tập tính này là sự phối hợp các kinh nghiệm cũ để tìm ra cách giải quyết những tình huống mới. Học khôn có ở động vật có hệ thần kinh rất phát triển như động vật thuộc bộ Linh trưởng và người. *Ví dụ*, tinh tinh biết cách xếp các thùng gỗ chồng lên nhau để lấy chuối trên cao. Các động vật có xương sống khác không thuộc bộ Linh trưởng không có khả năng làm như vậy.

– Tập tính xã hội (tập tính sống bầy đàn):

Nhiều động vật như côn trùng, cá, chim, động vật có vú sống thành xã hội trong đó có mối quan hệ giữa các cá thể và nhóm cá thể tạo nên tập tính xã hội. Tập tính xã hội bao gồm nhiều loại tập tính như tập tính thông báo, tập tính thứ bậc, tập tính vị tha, tập tính hợp tác, tập tính ích kỷ, v.v...

+ Tập tính thông báo: Các cá thể, các nhóm cá thể trong quần thể có thể thông báo cho nhau bằng nhiều tín hiệu đặc trưng khác nhau như pheromon (xã hội loài kiến, mối...), âm thanh (nhiều loài chim...) hay vũ điệu (nhiều loài ong, điển hình là loài ong mật *Apis melifera*). Mỗi tổ ong có từ 30 nghìn đến 40 nghìn cá thể, trong đó nhiều nhất là ong thợ, chúng có nhiệm vụ tìm kiếm thức ăn, xây dựng và bảo vệ tổ. Ong thợ có khả năng bay xa nhiều cây số để tìm kiếm mật hoa và phấn hoa của nhiều loài cây khác nhau. Khi một con ong thợ tìm thấy nguồn thức ăn, nó sẽ thông báo cho các con ong thợ khác bằng điệu nhảy đặc trưng (hình 4.13).



Hình 4.13. **(1), (2), (3) thể hiện điệu nhảy của ong tương ứng với vị trí của thức ăn nó tìm thấy so với vị trí của tổ và mặt trời**

+ Tập tính thứ bậc: Trong mỗi bầy đàn đều có sự phân chia thứ bậc. *Ví dụ*, trong mỗi đàn gà, bao giờ cũng có một con thống trị các con khác (con đầu đàn), con này có thể mổ bất kỳ con nào trong đàn. Con thứ hai có thể mổ tất cả những con còn lại, trừ con đầu đàn, và sau đó là con thứ ba, v.v...

Các đàn hươu, nai, khỉ, voi bao giờ cũng có con đầu đàn. Các con được xếp vị trí cao nhờ vào tính hung hãn và thường thắng trận trong các trận đấu với các con khác. Trong một đàn, các con đầu đàn giành quyền ưu thế hơn về thức ăn và sinh sản.

+ Tập tính vị tha: Đây là tập tính hy sinh quyền lợi của bản thân, thậm chí cả tính mạng vì lợi ích sinh tồn của bầy đàn. *Ví dụ*, ong thợ lao động cần mẫn suốt cả cuộc đời chỉ để phục vụ cho sự sinh sản của ong chúa, hoặc khi có kẻ đến phá tổ, chúng lăn xả vào chiến đấu và hy sinh cả tính mạng của mình để bảo vệ tổ.

b) Tập tính ở người

Cũng như các động vật khác, con người cũng có những tập tính bẩm sinh với bộ não phát triển hơn hẳn bất kỳ động vật nào khác. Thông qua quá trình giáo dục, học tập và rèn luyện, con người đã xây dựng được những tập tính mới, những thói quen tốt và có khả năng ức chế, không thể hiện những tập tính bẩm sinh không còn phù hợp với xã hội văn minh. Chẳng hạn như con người có thể nhịn đi tiểu trong những hoàn cảnh tế nhị.

4.4.4. Cơ sở thần kinh của tập tính

Cơ sở thần kinh của tập tính là các phản xạ. Phản xạ thực hiện được là nhờ cung phản xạ.

Khi số lượng các xinap trong cung phản xạ tăng lên thì mức độ phức tạp của tập tính cũng tăng lên.

Các tập tính bẩm sinh là tập hợp các phản xạ không điều kiện, trong đó trình tự của các phản xạ này trong hệ thần kinh đã được gen quy định sẵn từ khi sinh ra. Nghĩa là cứ có kích thích thì các động tác xảy ra liên tục theo một trình tự xác định. Tập tính bẩm sinh thường rất bền vững và không thay đổi.

Các tập tính học tập là các phản xạ có điều kiện. Quá trình hình thành tập tính học tập chính là quá trình hình thành các mối liên hệ mới giữa các nơron. Sự hình thành các mối liên hệ mới giữa các nơron là cơ sở để giải thích tại sao tập tính học tập có thể thay đổi.

Sự hình thành tập tính học tập ở động vật phụ thuộc vào mức độ tiến hóa của hệ thần kinh (mức độ tổ chức hệ thần kinh là đơn giản hay phức tạp) và tuổi thọ của chúng.

Một số tập tính của động vật như tập tính sinh sản, ngủ đông là kết

quả phối hợp các hoạt động của hệ thần kinh và hệ nội tiết. *Ví dụ*, tập tính ve vãn, tập tính cặp đôi vào mùa sinh sản ở chim và thú.

4.5. ĐÁP ỨNG BẢO VỆ CHỐNG BỆNH TẬT

4.5.1. Các nguyên nhân bệnh

Thông thường cơ thể được duy trì trong tình trạng khỏe mạnh bởi rất nhiều quá trình khác nhau, chúng góp phần làm ổn định nội môi. Bệnh xuất hiện khi sự ổn định của nội môi bị rối loạn hay không bình thường. Những rối loạn của nội môi gây ra bằng những cách khác nhau và được thống kê như dưới đây:

a) Các nguyên nhân môi trường của bệnh tật

– Do thiếu một chất hóa học hay một điều kiện quan trọng: Động vật dị dưỡng cần phải nhận những thức ăn từ rất nhiều nguồn khác nhau. Bệnh có thể xuất hiện nếu như thiếu hoặc cung cấp không đầy đủ bất kỳ một chất cần thiết nào đấy. Các bệnh này được gọi là các bệnh thiếu hụt. Chúng bao gồm các dạng của bệnh suy dinh dưỡng, thiếu hụt protein và các bệnh thiếu hụt vitamin.

– Do có một chất độc hay một tình trạng nhiễm độc: Tất cả các loài sinh vật đều có thể bị nhiễm độc và xuất hiện tổn thương trong một môi trường không thuận lợi. Tại các nước phát triển, người dân thường bị tác động bởi các tác nhân có hại như các chất phụ gia trong thức ăn, chì trong xăng, các chất thải công nghiệp và mức độ phóng xạ cao. Hơn nữa còn có những mối nguy hiểm do con người tự gây ra cho mình, *ví dụ* như hút thuốc lá, nghiện ma túy và nghiện rượu. Các bệnh nghề nghiệp bao gồm bệnh bụi phổi thường thấy ở những người công nhân mỏ than, mỏ đá, một số thể bệnh máu trắng cùng nhiều căn bệnh nghiêm trọng khác.

– Do ký sinh trùng: Các sinh vật gây bệnh được gọi là các tác nhân gây bệnh, chúng có thể được chia thành các vi sinh vật bao gồm các vi khuẩn, virut, động vật nguyên sinh, nấm và các loài lớn hơn, *ví dụ* như loài giun. Theo dự tính hằng năm có tới 2 triệu người chết vì sốt rét. Đây chỉ là một trong số rất nhiều bệnh của con người do ký sinh trùng gây ra.

b) Các nguyên nhân bên trong của bệnh tật

– Các dị tật di truyền: Bệnh di truyền thường là kết quả của các đột biến gen, ảnh hưởng đến sự sản xuất enzym hay các protein khác. *Ví dụ* như bệnh galactoz huyết xuất hiện khi cơ thể không tạo ra enzym galactoz-1-photphat uridyl transferaza. Enzym này giúp cho con đường chuyển hóa được diễn ra bình thường, biến galactoz thành glucoz sử dụng trong quá trình hô hấp. Khi vắng mặt nó, chất trung gian của lactoz-1-photphat tập trung lại trong máu,

gây tổn thương gan và làm chậm phát triển về trí tuệ. Loại bỏ hoàn toàn lactoz (từ sữa và các sản phẩm của sữa) và galactoz trong thức ăn có thể giúp cho các trẻ em bị mắc bệnh vẫn phát triển bình thường được.

Những bất thường về gen khác bao gồm bệnh phenyl niệu (PKU) có ảnh hưởng tới chuyển hóa axit amin phenilalanin, bệnh thiếu máu hồng cầu hình liềm và các bệnh có liên kết với giới tính khác như bệnh ưa chảy máu và bệnh mù màu... đều có liên quan tới đột biến gen. Những bất thường của nhiễm sắc thể cũng gây ra các bệnh như hội chứng Đao (Down), hội chứng Tơcnơ (Turner) và hội chứng Claiphentơ (Klinefelter).

– Những đột biết soma: Đây là những biến đổi trong ADN của các tế bào soma. Những đột biến này không di truyền và thường xuất hiện do bị nhiễm các chất độc, hoặc do sai lầm ngẫu nhiên trong quá trình tái bản ADN trước khi tế bào phân chia. Trong khi cơ thể có các cơ chế sửa chữa ADN tổn thương một cách hoàn hảo thì một số đột biến soma gây ra những biến đổi vĩnh viễn trong phân tử ADN, làm cho hoạt động của tế bào mất bình thường. Sự phân chia tế bào không kiểm soát nổi của một số dạng tế bào ung thư dẫn đến sự hình thành khối u là một *ví dụ* điển hình.

– Các bệnh tự miễn: Các tế bào của hệ thống miễn dịch thường chỉ tấn công các chất lạ nhưng đôi khi chúng bị rối loạn chức năng và tấn công các mô của cơ thể mình gây ra bệnh tự miễn. Số lượng bệnh tự miễn của con người ngày càng tăng bao gồm các bệnh thiếu máu, bệnh tiểu đường, bệnh xơ cứng, cường chức năng tuyến giáp và một số bệnh về cơ và thận.

– Các bệnh do tuổi già: Cơ thể khi về già có nhiều bộ phận và cơ quan bị thoái hóa. Đặc biệt là hệ tuần hoàn dễ có những hư hại lớn. Xơ cứng động mạch là quá trình mà thành động mạch dày lên một cách bất thường với những tế bào cơ dị thường và những chỗ lắng đọng chất béo. Đó là nguyên nhân đầu tiên của bệnh nhồi máu cơ tim và tai biến mạch máu não. Một bệnh khác xuất hiện do thành mạch yếu, đó là bệnh phình mạch, mạch máu có thể vỡ ra và gây tử vong. Đối với hệ thống tiêu hóa, sự yếu các cơ thường dẫn đến việc hình thành những túi ruột nhỏ gọi là túi thừa, chúng thường bị nhiễm trùng và dẫn đến những rối loạn về tiêu hóa và hấp thu thức ăn. Các bệnh này và nhiều bệnh khác có thể xem như là các bệnh do tuổi tác, chúng không thể nào tránh khỏi được trong đời sống cá thể. Tiến triển của chúng đôi khi bị chặn lại nhờ tập thể dục và chú ý thích đáng đến chế độ ăn, nhưng chúng không thể nào khỏi hẳn được.

Cũng cần phải nhấn mạnh là nhiều bệnh không phải do chỉ một nguyên nhân, mà xuất hiện do sự kết hợp của nhiều yếu tố, *ví dụ* như bệnh tự miễn có thể khởi phát từ một nhiễm trùng do virut hay ăn quá nhiều

colesterol, hoặc do các yếu tố di truyền có thể thúc đẩy sự phát triển của bệnh xơ cứng động mạch.

Động vật có nhiều cơ chế đáp ứng để bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật.

4.5.2. Đáp ứng bảo vệ của cơ thể

Vi khuẩn và các virut là các ký sinh trùng gây bệnh quan trọng nhất đối với động vật và con người. Chúng được truyền từ vật chủ này sang vật chủ khác qua các hệ thống tiêu hóa, hô hấp và sinh dục, hoặc đôi khi trực tiếp qua da. Mỗi khu vực này đều có một số cơ chế bảo vệ quan trọng, ngăn chặn hay giảm bớt sự xâm nhập của các vi sinh vật.

– Hệ thống tiêu hóa được bảo vệ chống lại các ký sinh trùng xâm nhập vào cơ thể qua thức ăn, nước uống bằng enzym lizozim có trong nước bọt. Lizozim tấn công vào thành tế bào vi khuẩn và giết chết vi khuẩn bằng cách phá vỡ chúng. Đồng thời vi khuẩn và các tác nhân gây bệnh tiềm tàng khác bị mắc kẹt trong đám chất nhầy và bị hòa trộn với thức ăn, sau đó bị nuốt vào trong dạ dày. Chỉ có những tác nhân gây bệnh bền vững nhất mới có thể chịu đựng được các enzym thủy phân protein rất mạnh và nồng độ axit cao ở trong dạ dày.

Bệnh tả, bệnh thương hàn và nhiễm độc thức ăn là những *ví dụ* về các bệnh do vi khuẩn ở trong thức ăn, nước uống gây ra. Bệnh lị amip, gây ra bởi động vật đơn bào ***Entamoeba hystolytica***, cũng lây truyền theo đường tiêu hóa. Các sinh vật lớn hơn có ảnh hưởng tới hệ thống tiêu hóa như loài sán dây *Taenia solium* sống trong ống ruột. Đa số các nhiễm trùng đường tiêu hóa đều có thể điều trị được bằng cách dùng thuốc.

– Hệ thống hô hấp rất dễ bị tấn công. Nhiều loại vi khuẩn và virut có thể chịu đựng được sự khô hanh và đủ nhỏ và nhẹ để có thể phân tán trong không khí. Điển hình là nhiễm trùng được truyền đi qua những giọt bệnh phẩm từ người này sang người khác - ho và hắt hơi sẽ giúp cho bệnh lan rộng. Để chống lại các sinh vật này, khí quản, phế quản và các tiểu phế quản có lớp biểu mô có lông rung và các tế bào sản sinh ra chất nhầy. Các hạt bụi và vi khuẩn thường bị lớp chất nhầy này giữ lại và nhờ hoạt động của lông rung, chúng bị đẩy ra ngoài với tốc độ 1 - 3cm một giờ. Khi ra đến thành sau hầu, khối chất nhầy cùng vi khuẩn sẽ bị nuốt xuống dạ dày, sẽ bị phân hủy bởi tác động của axit và các enzym của dạ dày. Khi nhiễm trùng, số lượng chất nhầy tăng lên và chuyển động đi lên của chất nhầy được tăng cường bởi ho và hắt hơi. Các tác nhân gây bệnh thường xuyên qua được tuyến phòng thủ này, có thể đến được lòng phế nang, nhưng ở đây có các tế bào đại thực bào bảo vệ bằng cách bắt và tiêu hóa chúng.

Lao, bạch hầu, viêm phổi và ho gà là những bệnh do vi khuẩn, trong

khi đó các bệnh do virut thì bao gồm bệnh cúm và cảm lạnh đều được truyền nhiễm qua những giọt bệnh phẩm. Hệ thống sinh dục và tiết niệu của nam và nữ được bảo vệ bởi niêm mạc và dòng nước tiểu chảy thành chu kỳ sẽ cuốn trôi đi tất cả vi khuẩn. Sự phát triển của vi khuẩn bị ức chế bởi pH axit và nồng độ các chất hòa tan trong nước tiểu cao. Đối với phụ nữ, thành âm đạo luôn ẩm ướt, nó chứa glicogen và chất này bị phân hủy thành axit lactic bởi các vi khuẩn vô hại thường tồn tại một cách tự nhiên ở khu vực này. Điều đó làm cho pH trở nên axit và có tác dụng ngăn chặn sự phát triển của các dạng vi khuẩn khác, các tác nhân gây bệnh tiềm tàng.

– Các bệnh truyền qua đường sinh dục hay các bệnh hoa liễu bao gồm lậu và giang mai cũng do vi khuẩn gây ra, còn bệnh Herpes sinh dục thì lại do virut. Dùng các kháng sinh như penixilin là một biện pháp điều trị có hiệu quả bệnh lậu và giang mai, mặc dù có thể có những biến chứng nghiêm trọng như vô sinh nếu như bệnh không được điều trị sớm. Hiện nay chưa có biện pháp điều trị kết quả bệnh Herpes sinh dục.

Hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải hay AIDS gây ra bởi một loại virut, lần đầu tiên được Luc Montagnier phân lập và mô tả tại Viện Pasteur tại Pari vào tháng 3 năm 1983 và hiện nay gọi là virut gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV). Virut thường tấn công một dạng tế bào T, dạng tế bào này rất quan trọng đối với chức năng bình thường của hệ miễn dịch và làm cho nạn nhân không còn khả năng bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật. Bệnh AIDS giai đoạn muộn gây cái chết tất yếu. Virut HIV lần đầu tiên được phát hiện trong số những người đàn ông đồng tính luyến ái ở Châu Âu và ở Mỹ nhưng hình như chúng bắt nguồn từ Châu Phi. Sự giao hợp bằng đường hậu môn giữa những người đàn ông đồng tính luyến ái chỉ là một cách lan truyền virut mà thôi. Ở Châu Phi và Châu Á, sự giao hợp khác giới là con đường truyền bệnh chủ yếu và rõ ràng rằng virut HIV có thể truyền cho phụ nữ qua tinh trùng và cho nam giới qua dịch tiết âm đạo. Sự sử dụng lại những kim tiêm nhiễm virut vào dưới da do tiêm chích ma túy, hoặc truyền máu nhiễm virut đã làm cho bệnh ngày càng lan rộng hơn trong dân chúng.

– Da là hàng rào chắn có hiệu quả nhất chống lại sự xâm nhập của vi sinh vật chủ yếu do lớp ngoài vững chắc bao gồm các tế bào chết ép chặt với nhau gọi là lớp sừng của biểu bì. Các tế bào này chứa đầy những protein dạng sợi là keratin và dính chặt với nhau tạo thành vảy da, chúng thường xuyên bong ra khỏi bề mặt da. Lớp sừng của biểu bì luôn được giữ mềm mại và không thấm nước nhờ lớp chất nhờn giải phóng từ các tuyến bã. Đây là hỗn hợp dầu chứa các axit béo không no, nó giúp cho một số loại vi khuẩn có ích phát triển. Vi khuẩn giải phóng các axit như là các sản phẩm trung gian của quá trình chuyển hóa và làm cho da có pH axit trong khoảng từ 3 - 5.

Mồ hôi có chứa lizozim - một enzym kháng khuẩn cũng thấy ở trong nước bọt. Da nguyên vẹn hoàn toàn không thấm nước nhưng da tổn thương thì rất dễ bị tấn công và cần phải được sửa chữa lại. Điều này thực hiện được là nhờ các cơ chế đông máu và sự liền sẹo vết thương.

Da thường có tác dụng kém hiệu quả hơn trong việc chống lại các sinh vật lớn, *ví dụ* như muỗi, ve. Chúng dùng vòi đâm xuyên qua lớp ngoài của da để hút máu. Thông thường các động vật chân đốt hút máu này hoạt động như là các vectơ cho các loài ký sinh khác, như trong trường hợp muỗi *Anopheles* truyền bệnh sốt rét. Các ký sinh trùng truyền bệnh theo cách này có rất nhiều thuận lợi, bởi vì chúng có thể xâm nhập rất dễ dàng qua các tuyến phòng thủ đầu tiên của cơ thể, xâm nhập trực tiếp vào dòng máu, nơi đó chúng có thể sinh sản rất nhanh trước khi các tuyến phòng thủ thứ hai được huy động hoàn toàn. Các bệnh có liên quan đến vectơ truyền bệnh là những bệnh nguy hiểm nhất của con người và là những bệnh khó kiểm soát nhất.

4.5.3. Hệ miễn dịch của cơ thể

a) Hệ thống bạch huyết

Chức năng chủ yếu của hệ bạch huyết là tạo ra các loại ống dẫn dịch mô dư thừa mà không phải nhờ đến các mao mạch máu. Sự lưu thông trong hệ thống bạch huyết diễn ra theo một chiều và bắt đầu từ các ống dẫn nhỏ kín đầu bao gồm các mạch nhũ chấp ruột non ở ống tiêu hóa và các mao mạch bạch huyết ở các mô khác. Các ống nhỏ này lại kết hợp với nhau để tạo nên các mạch lớn hơn gọi là mạch bạch huyết. Dòng bạch huyết chảy chậm và thường chảy khi các mạch bạch huyết bị dồn ép do các cơ gần đó co. Cũng như ở tĩnh mạch, ở đây cũng có các van ngăn cho bạch huyết không chảy ngược trở lại. Cuối cùng, các mạch bạch huyết ở khắp nơi trong cơ thể kết hợp lại với nhau để tạo nên hai ống lớn là ống bạch huyết phải và ống ngực, chúng lần lượt dẫn bạch huyết đổ vào tĩnh mạch dưới đòn trái và phải.

b) Các hạch bạch huyết

Đây là những cấu trúc hình hạt đậu, xuất hiện cách quãng dọc theo các mạch bạch huyết, thường ở chỗ nối của một số mạch bạch huyết hướng tâm. Trong mỗi hạch có một lớp vỏ ngăn cách chứa các nang bạch huyết và một vùng tủy ở trung tâm. Ở trung tâm mỗi nang có một vùng nhạt màu hơn gọi là trung tâm mầm, nơi đó các tế bào limpho mới được sản sinh ra. Ở vùng tủy, các tế bào limpho tạo nên các dải gọi là thừng tủy. Bạch huyết chảy vào hạch bạch huyết thấm qua mạng lưới các sợi vào xoang giữa các nang bạch huyết. Các mạng lưới này lọc hết vi khuẩn và các vật lạ khác. Bạch huyết sau đó được tập trung vào một hay nhiều mạch bạch huyết ly tâm.

c) Các tác bào

Các tác bào của hệ thống bạch huyết bao gồm các bạch cầu hạt gồm bạch cầu trung tính, bạch cầu ưa axit, bạch cầu ưa kiềm và bên cạnh đó là các bạch cầu không hạt bao gồm bạch cầu limpho và bạch cầu mono. Tất cả các tế bào này đều có liên quan đến chức năng bảo vệ cơ thể chống lại bệnh nhưng chúng có các vai trò khác nhau. Các bạch cầu hạt và bạch cầu mono có liên quan đến các phản ứng miễn dịch không đặc hiệu. Điều đó có nghĩa là chúng đáp ứng lại với các kích thích nói chung, *ví dụ* như với sự giải phóng các chất hóa học từ mô tổn thương hơn là với dạng tác nhân gây bệnh cụ thể. Mặt khác, các tế bào limpho làm trung gian cho các phản ứng miễn dịch đặc hiệu bao gồm cả việc sản sinh ra kháng thể.

Hai dạng tế bào limpho khác nhau này có thể phân biệt được dựa vào sự phát triển của chúng từ các tế bào mầm ở trong gan, lách và tủy xương của phôi. Các tế bào mầm phân chia để tạo ra hai nhóm tế bào limpho, sau đó chúng hòa vào dòng máu. Một nhóm được gọi là các tế bào limpho T hay các tế bào T, chúng đi đến tuyến ức và tăng sinh ở đó trước khi đến các mô limpho khác. Nhóm thứ hai được gọi là các tế bào limpho B hay các tế bào B, chúng đi đến những vị trí tương tự bằng những con đường khác nhau mà cho đến nay chưa giải thích được. Điều quan trọng là ở chỗ có hai quần thể tế bào limpho riêng biệt mà mỗi quần thể lại góp phần khác nhau đối với phản ứng miễn dịch.

4.5.4. Các phản ứng miễn dịch không đặc hiệu

Khi bất cứ một vi khuẩn nào xuyên qua được các phòng tuyến bảo vệ thứ nhất của cơ thể, nó ngay lập tức gây ra một loạt thay đổi dẫn đến phản ứng miễn viêm ở lối vào. Một trong những thay đổi quan trọng nhất đó là giải phóng histamin từ các tế bào phì (mast cells) và các tế bào khác của mô liên kết. Histamin gây giãn mạch tại chỗ và tăng tính thấm của thành mạch máu làm cho các protein đi vào trong dịch mô. Các mô tổn thương trương lên khi phản ứng viêm phát triển, tác dụng của histamin được tăng cường bởi các chất trung gian hóa học khác bao gồm các kinin và các protein bổ thể hình thành trong huyết tương. Các chất hóa học này thu hút bạch cầu trung tính bằng một quá trình gọi là hóa ứng động. Bạch cầu trung tính đầu tiên dính vào thành của các mạch máu tổn thương và sau đó xâm nhập vào mô bằng cách lách giữa các tế bào nội mô lót thành mạch máu. Trong các mô, chúng vây bắt cả vi khuẩn và các tế bào mô tổn thương, bao bọc chúng trong những không bào (thể thực bào). Thể thực bào liên kết với lizoxom và bị tiêu hóa bởi các enzym của lizoxom. Vi khuẩn chết, các tế bào của mô và bạch cầu trung tính có thể tập trung lại thành mủ ở chỗ vết thương.

Tiếp theo thực bào là sự sửa chữa hoàn toàn của mô nhưng có thể có áp xe (abscess) hay hình thành u hạt. Ổ áp xe là một cái túi chứa mủ được bao quanh bởi tổ chức xơ. Đôi khi nó không thể liền được nếu không chủ động dẫn lưu mủ ra ngoài. U hạt có cấu trúc như bình thường, chỉ có điều nó chứa các vi sinh vật còn sống. *Ví dụ* như các vi khuẩn lao có khả năng sống trong bạch cầu trung tính và có thể tồn tại một cách an toàn trong cơ thể nếu như chúng nằm bên trong u hạt. Các phản ứng như đã mô tả chỉ xuất hiện bên trong mô tổn thương, nhưng còn có các phản ứng không đặc hiệu khác. Thực ra tất cả các nhiễm trùng đều làm tăng thân nhiệt và gây ra sốt. Phản ứng này gây ra bởi yếu tố gây sốt, một chất protein giải phóng ra từ bạch cầu trung tính trong quá trình viêm. Yếu tố này tác động lên vùng dưới đồi não, điều chỉnh tạm thời "bộ điều nhiệt" của cơ thể, đồng thời cũng kích thích gan tăng hấp thu sắt từ huyết tương và nhờ đó làm chậm sự sinh sản của vi khuẩn vì đa số vi khuẩn cần sắt cho sự phân chia tế bào. Sự nhiễm virut làm cho một số dạng tế bào khác nhau sản sinh ra interferon. Chất này được giải phóng vào vòng tuần hoàn và sau đó tác động lên các tế bào khác làm cho chúng có miễn dịch với sự tấn công của virut. Interferon kích thích tế bào sản sinh ra các protein chống virut. Các protein này can thiệp vào sự sao mã ADN và phiên mã ARN của virut. Interferon hiện nay đang là một đối tượng nghiên cứu của công nghệ y dược, bởi vì việc sử dụng nó như một loại thuốc đã tạo ra những khả năng to lớn trong việc điều trị các bệnh do virut và một số dạng ung thư.

4.5.5. Các phản ứng miễn dịch đặc hiệu

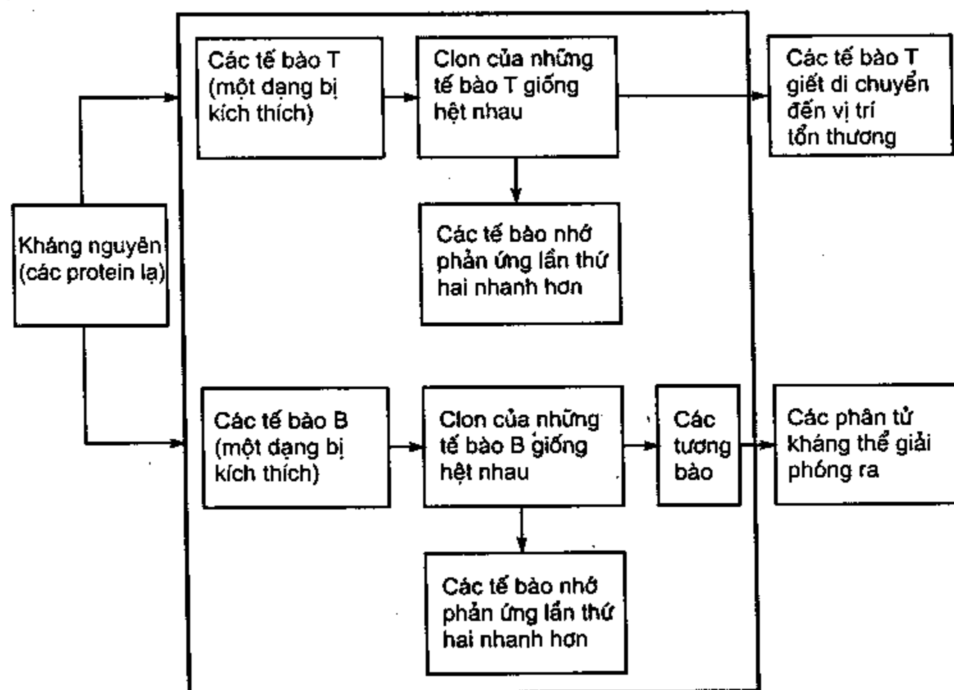
Các phản ứng miễn dịch đặc hiệu phụ thuộc vào sự sản sinh ra các kháng thể bởi các tế bào limpho. Mỗi kháng thể là một protein có dạng hình chữ Y gồm 4 chuỗi polypeptit, trong đó có hai chuỗi nặng và hai chuỗi nhẹ liên kết với nhau bởi các cầu nối disunphit. Một phần cấu trúc của các chuỗi là cố định, nhưng các phần gần đầu mút của hai nhánh chữ Y lại biến đổi và tạo nên các vị trí kết hợp có khả năng phản ứng với các chất hóa học khác gọi là các kháng nguyên. Điều này xảy ra theo cách tương tự như khi một enzym kết hợp với một cơ chất của nó.

Nhìn chung, kháng nguyên là những chất lạ có bản chất protein hay polysaccarit có trên bề mặt của các vi khuẩn gây bệnh. Kháng nguyên kích thích sự sản sinh ra kháng thể của nó và sau đó sự kết hợp giữa kháng nguyên và kháng thể đặc hiệu, cuối cùng sẽ dẫn đến sự phá hủy vi khuẩn. Một loại tế bào limpho chỉ có thể sản xuất ra một loại kháng thể. Do đó, để bảo vệ cơ thể chống lại tất cả các dạng bệnh, cần phải có hàng nghìn dạng tế bào limpho khác nhau, mỗi dạng tế bào có thể nhận ra và phản ứng lại với

một loại kháng nguyên riêng biệt. Vậy thì tất cả các dạng tế bào khác nhau này được hình thành như thế nào thì hiện này vẫn còn là một điều bí ẩn.

Khi một tế bào limpho T bị kích thích bởi kháng nguyên tương ứng, nó tăng trưởng to ra và sau đó phân chia rất nhanh để tạo ra một loạt các tế bào giống nhau về mặt di truyền gọi là một *clon*. Các tế bào trong *clon* sản sinh ra kháng thể nhưng kháng thể vẫn còn dính trên bề mặt tế bào, không được giải phóng ra. Thay vào đó các tế bào T lúc bấy giờ được gọi là *các tế bào T giết* di chuyển đến khu vực tổn thương, ở đó chúng tấn công trực tiếp các vi khuẩn, giải phóng ra các chất hóa học giết chết các vi khuẩn gây bệnh. Các chất hóa học tương tự cũng thu hút thêm các tế bào limpho và các đại thực bào.

Khi các tế bào B bị kích thích, chúng cũng tăng trưởng to ra và sinh sản để tạo ra các *clon* theo cách tương tự như các tế bào T, nhưng các tế bào của *clon* lại tiếp tục biệt hóa để tạo thành các *tương bào*, chúng ở lại trong mô limpho. Chúng có mạng lưới nội chất hạt rất phát triển và có khả năng sản sinh ra kháng thể với tốc độ khoảng 2.000 phân tử một giây đối với mỗi tế bào. Tốc độ sản xuất này được duy trì trong vài ngày, sau đó tương bào chết đi. Các kháng thể đi vào dòng máu và có rất nhiều tác dụng khác nhau từ phá hủy hay làm tan vi khuẩn tới cố định opsonin, trong đó các kháng thể gắn với bề mặt của một vi khuẩn làm cho nó mẫn cảm hơn với đại thực bào (hình 4.14).



***Hình 4.14*. Sự kích thích và hình thành các clon tế bào T và B**

Các tế bào nhớ của mỗi clon vẫn nằm trong mô limpho, do đó lần xuất hiện thứ hai của kháng nguyên cùng loại, sẽ tạo ra một phản ứng sinh kháng thể nhanh và mạnh hơn rất nhiều. Đôi khi phản ứng đối với sự xuất hiện lại của kháng nguyên rất nguy hiểm, bởi vì nó tạo ra một phản ứng dị ứng, như trong trường hợp dị ứng thời tiết.

Sự có mặt của các kháng thể tuần hoàn trong máu và của các tế bào nhớ trong các mạch limpho tạo ra một sự bảo vệ kéo dài hay là sự miễn dịch chống lại bệnh tật. Miễn dịch như vậy hiện nay thường được tạo ra nhờ tiêm vacxin (vaccine), trong đó các vi khuẩn chết hay giảm độc lực, hoặc các kháng nguyên tinh khiết phân tách ra từ chúng, được tiêm vào trong cơ thể. Chúng kích thích các tế bào limpho tương ứng tương tự như các tác nhân gây bệnh còn sống. Người được tiêm vacxin bình thường không thể nào mắc được căn bệnh đó, và một điều nữa cũng rất quan trọng, đó là họ không thể truyền bệnh đó cho người khác. Do đó, các chiến dịch tiêm chủng hàng loạt có thể loại trừ hoàn toàn một căn bệnh. Bệnh ho gà hiện nay đã được loại trừ hoàn toàn bằng cách dùng vacxin và thế giới đang cố gắng loại trừ bệnh viêm não. Rất nhiều căn bệnh nguy hiểm, *ví dụ* như lao và bạch cầu đang được chế ngự một cách có hiệu quả trong dân chúng nhờ tiêm phòng vacxin.

Dùng vacxin sẽ tạo ra một phản ứng gọi là miễn dịch chủ động, có nghĩa là cơ thể sản sinh ra kháng thể của chính bản thân mình chống lại một kháng nguyên nào đó. Một dạng khác của miễn dịch gọi là miễn dịch thụ động, trong đó các kháng thể có sẵn đi vào dòng máu được lấy từ một cá thể khác. Điều này thường xảy ra một cách tự nhiên qua nhau thai từ người mẹ đến người con và là một phương tiện bảo vệ quan trọng cho đứa trẻ trong những tháng đầu của cuộc sống. Miễn dịch thụ động cũng được tạo ra một cách chủ động bằng cách tiêm những kháng thể đặc hiệu chứa trong huyết thanh được lấy từ máu người, ngựa hoặc bò. Các kháng thể dưới dạng huyết thanh được dùng để điều trị cho những người bị những căn bệnh nặng, *ví dụ* như bệnh ngộ độc thịt, viêm gan virut và bệnh dại, tạo ra sự bảo vệ thường xuyên. Miễn dịch thụ động chỉ tồn tại trong một thời gian ngắn bởi vì các kháng thể phân hủy chậm ở trong dòng máu và cơ thể không có gì để thay thế được.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Cảm ứng động vật khác với cảm ứng thực vật như thế nào?

2. Vẽ sơ đồ hệ thần kinh dạng lưới, dạng chuỗi hạch và dạng ống. Nêu đặc điểm tiến hóa của các dạng thần kinh này.

3. Vẽ cung phản xạ gồm nơron cảm giác, nơron liên hợp và nơron vận động.

4. Thế nào là điện thế hoạt động. Trình bày cơ chế điện của dẫn truyền xung động thần kinh.

5. Trình bày dẫn truyền xung động qua xinap.

6. Tại sao xung thần kinh dẫn truyền qua sợi có mielin lại nhanh gấp nhiều lần so với sợi không có mielin?

7. Nêu sự khác nhau giữa 3 loại mô cơ: cơ xương, cơ tim và cơ vân.

8. Trình bày cơ chế co cơ.

9. Tại sao cơ bàn tay và cơ mặt co nhanh nhưng mau mệt?

10. Liệt kê cá dạng tập tính ở động vật

11. Liệt kê các nguyên nhân gây bệnh

12. Trình bày các cơ chế đáp ứng bảo vệ cơ thể chống bệnh tật

PHẦN BA
SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN

Chương 5
SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN Ở THỰC VẬT

Mục tiêu:

– Phân biệt được sinh trưởng và phát triển, mối quan hệ giữa chúng.

– Trình bày được các giai đoạn phát triển ở thực vật.

– Phân biệt được sinh trưởng sơ cấp và sinh trưởng thứ cấp.

– Liệt kê được các chất điều hoà sinh trưởng và phát triển ở thực vật cùng vai trò của chúng.

– Liệt kê được các nhân tố gây ảnh hưởng đến sinh trưởng và phát triển của thực vật.

5.1. KHÁI NIỆM VỀ SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN

5.1.1. Sinh trưởng

Sinh trưởng của thực vật là quá trình tăng lên không thuận nghịch về kích thước, khối lượng của cơ thể làm cây lớn lên (ở cả mức phân tử, tế bào, mô và cơ quan).

5.1.2. Phát triển

Phát triển của cơ thể thực vật là quá trình biến đổi tạo nên các tế bào, mô và cơ quan khác nhau như rễ, thân, lá, hoa, quả, hạt...

5.1.3. Mối liên quan giữa sinh trưởng và phát triển

Sinh trưởng và phát triển ở thực vật có liên quan mật thiết với nhau, liên tiếp xen kẽ nhau và liên quan tới môi trường sống. Sự biến đổi về số lượng của sinh trưởng ở mức độ phân tử, tế bào dẫn đến sự phát triển rễ, thân, lá; sự biến đổi về số lượng rễ, thân, lá dẫn đến phát triển hoa, quả, hạt. Người ta còn phân biệt pha sinh trưởng, phát triển sinh dưỡng và pha sinh trưởng, phát triển sinh sản mà mốc là sự ra hoa. Mỗi cơ quan, bộ phận của cây có thể sinh trưởng nhanh và phát triển chậm hoặc ngược lại, tùy điều kiện. *Ví dụ* phân bón tốt, tưới nước nhiều cây sẽ sinh trưởng kéo dài

làm chậm phát triển. Ngược lại, nếu thiếu phân bón, bị khô hạn cây sẽ sinh trưởng thời gian ngắn và phát triển nhanh.

5.1.4. Chu kỳ sinh trưởng và phát triển

Chu kỳ sinh trưởng và phát triển của cây (vòng đời) là thời gian kể từ khi hạt nảy mầm cho tới khi tạo hạt mới. Ở thực vật có hạt một năm, chu kỳ sinh trưởng và phát triển có sự kế tiếp các giai đoạn: hạt hình thành phôi và nảy mầm, hình thành rễ, thân, lá, ra hoa, tạo quả và hạt.

5.2. SỰ PHÁT TRIỂN PHÔI Ở THỰC VẬT CÓ HOA

5.2.1. Đặc điểm phát triển phôi ở thực vật

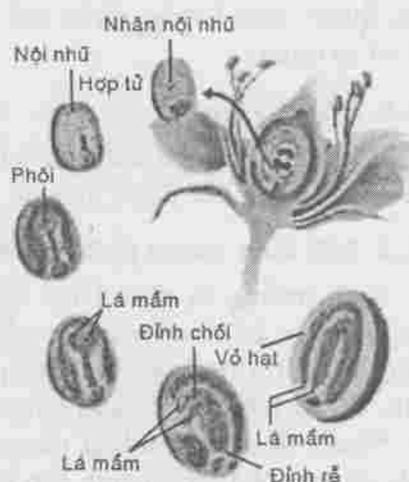
Quá trình phát triển phôi ở thực vật cũng như ở động vật là quá trình gồm nhiều giai đoạn qua đó hợp tử nguyên phân nhiều lần tạo nên khối mô đa bào, đồng thời với quá trình biệt hóa tế bào để tạo nên các mô khác nhau là mầm của các cơ quan của cơ thể tương lai. Tuy vậy, đối với phát triển phôi ở thực vật có nhiều đặc điểm khác biệt với phát triển phôi ở động vật. Đối với thực vật không xảy ra sự di chuyển tế bào để tạo nên các mô và cơ quan; có sự tương quan rất sớm giữa tế bào phôi với nội nhũ và môi trường sống tạo điều kiện cho phôi phát triển trước khi hình thành các cơ quan tự dưỡng (lá, rễ); sự tạo thành trục đỉnh - nền, hướng cho sự phát triển của thân, rễ, sự phát triển và biệt hóa theo hướng phóng xạ để tạo nên 3 hệ thống mô phân hóa khác nhau là mô phân sinh rễ, mô phân sinh thân và mô lá mầm.

5.2.2. Các giai đoạn phát triển phôi ở thực vật (hình 5.1)

Đối với thực vật có hạt, quá trình phát triển phôi diễn ra trong cơ thể mẹ, tương đối giống nhau, bao gồm 3 giai đoạn tùy theo hình dạng của phôi được tạo thành do sự phân bào và biệt hóa tế bào.

a) Giai đoạn phôi hình cầu

Hợp tử phân đôi cho ra hai tế bào xếp theo trục trên dưới (trục đỉnh - nền). Tế bào ở trên được gọi là tế bào đỉnh, tế bào ở dưới được gọi là tế bào nền. Sự phân bào lần hai và các lần tiếp theo, tế bào đỉnh tạo nên khối phôi đa bào hình cầu, tế bào nền tạo nên dây treo. Phôi và dây treo xếp theo hướng trục đỉnh - nền (hình 5.1).



***Hình 5.1.* Sự phát triển phôi của thực vật hạt kín**

Trong khối phôi hình cầu đã phân hóa 3 dạng mô khác nhau: mô tiền biểu bì xếp ở mặt ngoài, mô phân sinh nền và mô tiền cambium xếp ở trong. Từ 3 hệ thống mô này sẽ phát triển cho ra các mô biệt hóa của cây về sau: Mô tiền biểu bì (mô nguyên bì) sẽ cho ra mô biểu bì ở ngoài có chức năng che chở bảo vệ; từ mô phân sinh nền sẽ cho ra mô nền (vỏ và trụ); từ mô tiền cambium (mô trước phát sinh) sẽ cho ra các mô dẫn (xylem và phloem). Khối phôi cầu được nâng đỡ bởi dây treo. Nhiều thực nghiệm đã chứng minh rằng, các tế bào phôi cầu đã phát tín hiệu ức chế tiềm năng phát triển thành tế bào phôi của các tế bào dây treo. Ngoài ra đã có nhiều dẫn liệu chứng minh rằng, các nhân tố đến từ nội nhũ và bào tử thể (yếu tố mẹ) đều gây tác động lên sự phát triển phôi ở thực vật.

b) Giai đoạn phôi hình tim

Sự phát triển tiếp tục theo hướng đỉnh - nền và phóng xạ, các tế bào của phôi tiếp tục phân hóa cho ra các mô của lá mầm, mô phân sinh chồi thân, mô phân sinh rễ và tiền cambium. Đặc biệt là một số mô nguyên bì phát triển tạo nên lá mầm (ở thực vật một lá mầm chỉ phát triển 1 lá mầm, còn ở thực vật hai lá mầm sẽ phát triển 2 lá mầm) làm cho phôi có dạng hình tim.

c) Giai đoạn phôi hình ngư lôi (torpedo).

Các mô phân sinh chồi thân, mô phân sinh rễ tiếp tục phát triển, đặc biệt mô lá mầm phát triển mạnh, đứng thẳng trên khối phôi tạo nên phôi dạng ngư lôi, trong đó mô phân sinh chồi thân sẽ cho ra mô phân sinh đỉnh chồi, từ đây sẽ cho ra các mô của thân, cành, lá và hoa; mô phân sinh rễ sẽ cho ra mô phân sinh đỉnh rễ, từ đây phân hóa thành các mô của rễ. Song song với sự phát triển phôi, hạt được hình thành và đi vào trạng thái ngủ của hạt. Đối với đa số thực vật, giai đoạn trước khi hạt nảy mầm, chất dinh dưỡng cung cấp cho phôi phát triển thường là từ nội nhũ. Các mô lá mầm có vai trò cung cấp chất dinh dưỡng cho giai đoạn hạt nảy mầm.

5.3. SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN HẬU PHÔI Ở THỰC VẬT

Sự phát triển hậu phôi ở thực vật bắt đầu bằng hiện tượng nảy mầm của hạt.

5.3.1. Sự nảy mầm của hạt

Đậu tây (*Phaseolus vulgaris*) thuộc nhóm cây Hai lá mầm. Ngâm hạt trong nước 24 giờ, tách vỏ và ta có thể quan sát phôi. Phôi có cấu trúc đơn giản gồm một trục mang *hai lá mầm lớn*. Hình 5.2 mô tả phôi cùng hai lá mầm đã tách ra. Các phần trên và dưới trục nối với lá mầm là *trụ trên lá*

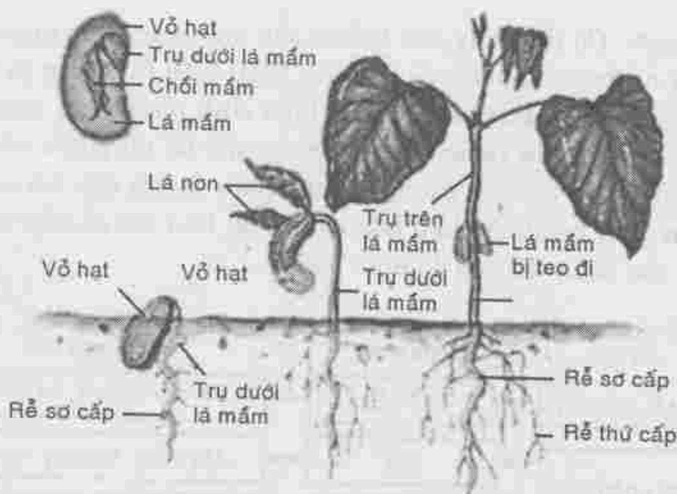
mầm (epicotyl) và *trụ dưới lá mầm* (hypocotyl). Đỉnh của trụ trên lá mầm gọi là *chồi mầm*. Chồi mầm sinh trưởng rồi biến thành chồi cây, còn đỉnh của trụ dưới lá mầm thành *rễ mầm*, từ đó tạo ra rễ cây.

Phần lớn các hạt, kể cả hạt đậu, khi đã trưởng thành sẽ đi vào trạng thái nghỉ, không thể nảy mầm dù rằng điều kiện bên ngoài là thuận lợi. Trạng thái ngủ nghỉ bị phá vỡ khi cho hạt trải qua điều kiện lạnh, khô một phần, hoặc do nhiều biến đổi môi trường khác và về sau hạt đi vào trạng thái nảy mầm. Có ba điều kiện cơ bản cần cho sự nảy mầm là *sự cung cấp đầy đủ nước, oxy và nhiệt độ thích hợp.*

Ở giai đoạn đầu của quá trình nảy mầm, hạt đậu hấp thụ hay thấm đẫm lượng nước lớn, trương lên gấp hơn hai lần kích thước ban đầu. Nhờ đó tạo điều kiện thích hợp để thuỷ phân các chất dự trữ bởi enzym. *Ví dụ* enzym amilaza phân giải tinh bột. Nước được hấp thụ chủ yếu nhờ nhiều phân tử có mặt trong hạt, đặc biệt là các phân tử xenluloz có một lực hút tĩnh điện mạnh đối với phân tử phân cực như nước. Đó là lực vật lý xuất hiện nhờ ngâm nước, là bằng chứng sống động từ thực tế khai thác các khối đá khổng lồ để xây dựng Kim Tự Tháp nổi tiếng của người Ai Cập cổ đại. Nhờ đóng các nêm bằng gỗ (gồm hầu như là xenluloz) vào các khe nứt ở đá, rồi ngâm nước làm nêm trương lên và đá tách vỡ thành từng khối lớn.

Giai đoạn kết thúc nảy mầm của hạt thể hiện ở các hiện tượng: Phôi trương lên làm nứt vỡ vỏ hạt, rễ mầm nhú ra và sinh trưởng để tạo nên cấu trục gọi là *rễ sơ cấp (rễ trụ)*. Phần lớn bề mặt của rễ cái mọc ra vô số *lông rễ*, nhờ đó làm tăng đáng kể bề mặt hấp thụ của hệ rễ khi tiếp xúc với đất. Về sau từ rễ cái phân nhánh thành nhiều *rễ bên* hay còn gọi là *rễ thứ cấp*, và có thể dẫn đến sự phân nhánh tiếp theo tạo thành cấu trúc hoàn chỉnh của rễ. Rễ có chức năng vừa đính giữ cây non vào đất, vừa hấp thụ nước và chất khoáng cho cây. Trụ trên lá mầm kéo dài và sinh trưởng hướng lên với chóp chồi mầm uốn cong, có tác dụng phá vỡ bề mặt đất để trồi lên, nhờ đó bảo vệ chóp chồi mầm rất mỏng manh không bị đứt gãy.

Đối với một số hạt như đậu tây, trong quá trình nảy mầm, lá mầm được mang lên trên mặt đất và biến thành lá quang hợp đầu tiên. Đó là kiểu *nảy mầm trên mặt đất* (hình 5.2). Đối với một số hạt khác, khi chồi phát triển hướng lên thì lá mầm vẫn lưu lại trong đất, đó là kiểu *nảy mầm dưới mặt đất* (*ví dụ* hạt ngô). Sự nảy mầm kết thúc khi cây non, nhờ quang hợp có thể sống độc lập và có khả năng tạo ra mọi chất dinh dưỡng riêng cho mình.



Hình 5.2. **Kiểu nảy mầm trên mặt đất của cây đậu tây**

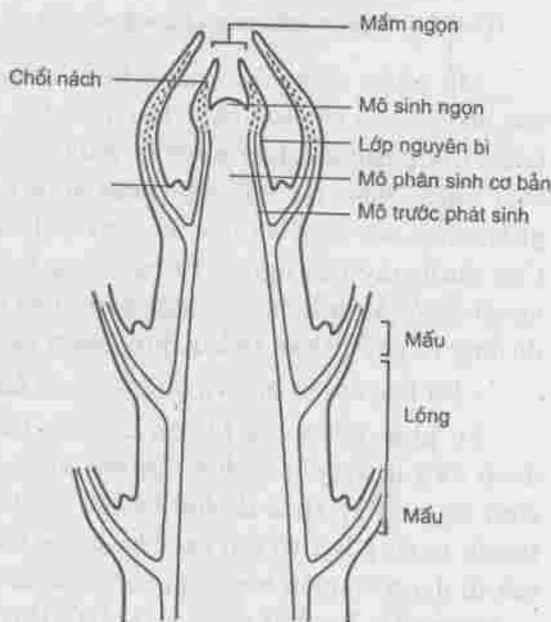
5.3.2. Sinh trưởng sơ cấp và sinh trưởng thứ cấp

a) Sinh trưởng sơ cấp

Sinh trưởng sơ cấp là hình thức sinh trưởng của mô phân sinh làm cho cây lớn và cao lên. Đối với đa số cây một năm, thân có kích thước bé, sống một năm thì sinh trưởng sơ cấp là chủ yếu. Đối với cây lâu năm sinh trưởng sơ cấp thường có ở các bộ phận non. Sinh trưởng sơ cấp tạo nên các mô sơ cấp của cây.

– Mô phân sinh và sự phân hóa:

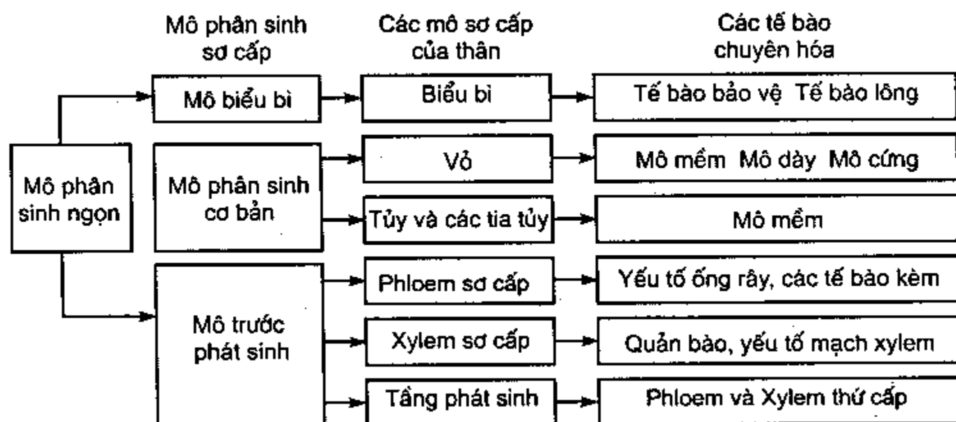
Không giống như động vật, khi trong mọi bộ phận cơ thể có thể tạo tế bào mới để sinh trưởng và thay thế, ở thực vật có các vùng chuyên hóa riêng gọi là *mô phân sinh*. Đó là vùng tạo tế bào mới cho cơ thể thực vật. Mô phân sinh quan trọng nhất là *mô phân sinh ngọn* nằm gần đỉnh tận cùng của chồi, rễ và ở đỉnh của các cành bên.



Hình 5.3. **Đỉnh chồi của cây Hai lá mầm với mô phân sinh ngọn và mô phân sinh sơ cấp**

Hình 5.3 cho thấy các cấu trúc ở đỉnh chồi cây Hai lá mầm

như đậu răng ngựa. Có thể thấy, các tế bào của mô phân sinh ngọn gọi là *tế bào khởi sinh* là những tế bào tương đối nhỏ. Tiêu biểu là chúng có nhân lớn và thiếu không bào chứa dịch bào. Tế bào khởi sinh phân chia mạnh mẽ để tạo ba mô phân sinh sơ cấp riêng biệt là *lớp nguyên bì, mô phân sinh cơ bản* và *mô trước phát sinh*. Về sau, các vùng này biến thành các mô sơ cấp của cây.Từ mô phân sinh ngọn sẽ phân hóa cho ra ba loại mô sơ cấp và các loại mô chuyên hóa của thân theo sơ đồ hình 5.4).



***Hình 5.4.* Nguồn gốc của các mô sơ cấp và các tế bào chuyên hóa trong thân**

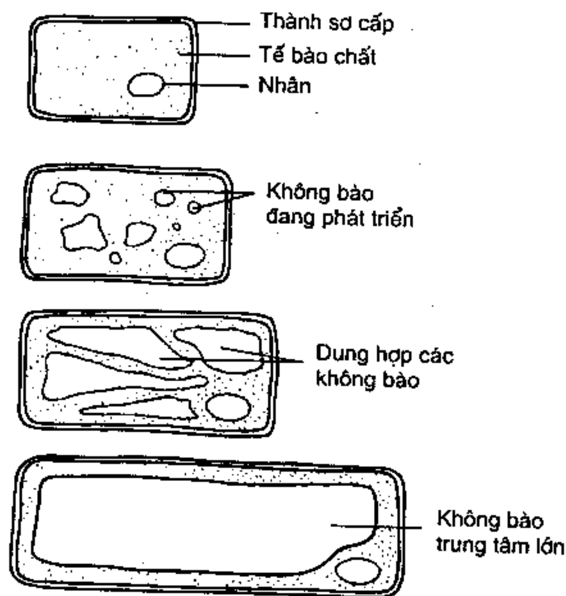
Mô phân sinh ngọn cũng biến thành các lá non, chúng tăng trưởng, bao bọc và bảo vệ đỉnh chồi, tạo nên *chồi ngọn*. Các chồi tương tự cũng phát triển trong các góc hay *nách lá* giữa các cành lá hay thân chính. Đó là các *chồi nách*, biểu thị cho *mô phân sinh phụ trợ* (additional meristem). Mô phân sinh này có thể (hoặc không) sinh trưởng để biến thành các cành bên. Các cành này bắt nguồn từ các tầng ngoài của thân và do đó gọi là *cành ngoại sinh*. Mấu là bất kỳ một phần nào mà ở đó tạo ra chồi nách, trong khi đó *lóng* là phần thân thẳng đứng nằm xen vào giữa các mấu.

– Sự kéo dài tế bào và phân hóa tế bào:

Sự phát triển của tế bào trưởng thành xảy ra theo ba giai đoạn. Giai đoạn đầu là *sự phân chia nguyên phân* của tế bào xảy ra trong mô phân sinh ngọn. Tiếp theo là *thời kỳ kéo dài tế bào*, khi các tế bào vừa được hình thành trương lên và dài ra. *Pha phân hóa* xảy ra khi mỗi tế bào phát triển thành dạng chuyên hóa cuối cùng. Hình 5.5 có thể thấy một số biến đổi xảy ra trong pha kéo dài tế bào. Do hấp thụ thẩm thấu nước mà tế bào trương lên, thường làm tế bào kéo dài nhiều hơn, về sau các không bào nhỏ xuất hiện trong tế bào chất đặc sẽ dung hợp để tạo không bào đơn lớn chứa dịch bào - nét đặc trưng của tế bào trưởng thành. Sự giãn nở tế bào xảy ra ngay

dưới đỉnh chồi, hoặc đỉnh rễ đang sinh trưởng làm cho các vùng này biến thành vùng sinh trưởng cực đại. Nhiều nghiên cứu cho thấy các chất điều hòa sinh trưởng, đặc biệt là auxin tham gia vào sự kéo dài và giãn tế bào.

Sự phân hóa chủ yếu có liên quan với quá trình sinh trưởng của thành tế bào. Mặc dù là phần không sống, nhưng thành xenluloz của tế bào là tính chất đặc trưng nhất và là nét tiêu biểu dễ thấy của tế bào thực vật. Sự tổng hợp xenluloz xảy ra ở gần màng sinh chất, rồi xenluloz lắng đọng ở bên ngoài màng dưới dạng một mạng lưới gồm vô số sợi con. Trong phần nền giữa các sợi con là pectin và glicoprotein được lắng đọng lại. Các chất này được ấn vào thành nhờ các túi tiết từ phức hệ Golgi của tế bào thực vật. Giữa thành của hai tế bào lân cận là một tầng mỏng gồm chất pectin kết dính gọi là phiến giữa nhằm liên kết tế bào với nhau. Phiến giữa được hình thành đầu tiên trong quá trình phân chia của tế bào phân sinh khi các túi tiết từ phức hệ Golgi đi đến thành giữa hai tế bào và hợp lại. Để tách riêng các tế bào thực vật trong phòng thí nghiệm, người ta thường hoà tan phiến giữa bằng cách cho tiêu bản ngập trong axit - đó là quá trình ngâm mủn.



***Hình 5.5.* Những biến đổi trong pha kéo dài tế bào**

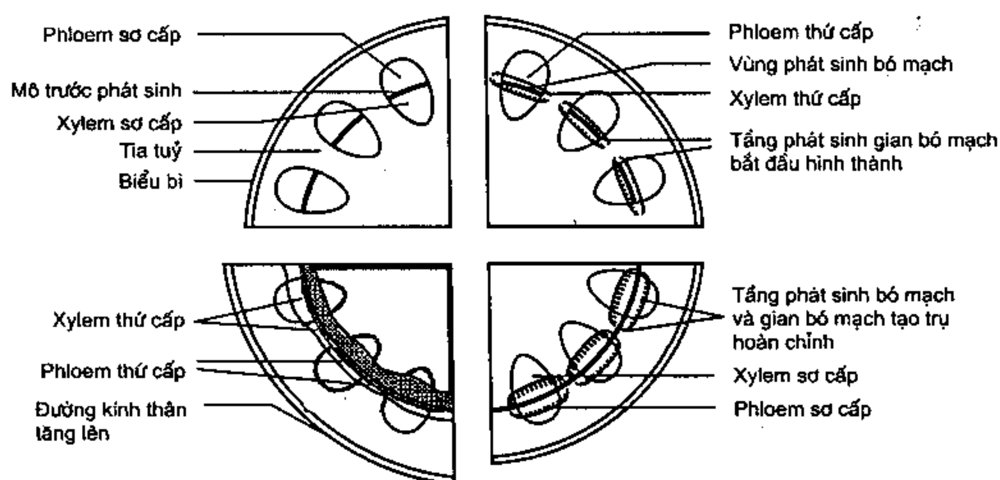
Nhiều nghiên cứu đã cho thấy bản chất của sự phân hóa tế bào theo nhiều hướng khác nhau tạo nên các tế bào soma khác nhau là sự hoạt hóa của các gen chức năng mà trước đây chúng không hoạt động. Các gen này chịu trách nhiệm tổng hợp các protein, các enzym, các polysaccarit, v.v... cần thiết cho sự phân hóa theo hướng xác định tùy theo giai đoạn và mối trường phát triển. Mặc dù các tế bào đang phát triển được giới hạn bằng thành tế bào và chúng được tách riêng nhờ phiến giữa nhưng chúng có hai nét đặc trưng sau đây làm chúng không bị tách biệt về mặt sinh lý. *Thứ nhất*, thành tế bào là xốp, có lỗ nên cho phép tế bào trao đổi tự do các chất hoà tan và *thứ hai* là có vùng liên thông ở thành tế bào cạnh nhau cho phép các sợi tế bào chất mỏng manh đi qua gọi là *cầu nối tế bào chất (plasmodesma).*

Hầu như mọi tế bào đều có *thành sơ cấp* lắng đọng trong quá trình phát triển từ các mô phân sinh. Trong quá trình phân hóa, một số tế bào tiết thêm tầng xenluloz vào phía trong thành sơ cấp để hình thành *thành thứ cấp*.

b) Sinh trưởng thứ cấp

Sự hình thành thành thứ cấp thường xảy ra trong các mô dẫn truyền nước và mô nâng đỡ nhưng không xảy ra trong các tế bào đang hoạt động trao đổi chất. Thường thì các vi sợi xenluloz lắng đọng thành ba lớp chồng lên nhau để tạo một mạng lưới nâng đỡ vững chắc. Pectin mềm, dễ uốn của chất nền trong cả thành sơ cấp và thứ cấp có thể được thay thế dần bằng lignin. Lignin có tác dụng làm thành tế bào thêm vững chắc, đồng thời cũng làm cho thành tế bào không thấm nước, khiến cho tế bào chất bên trong không thể thu nhận chất dinh dưỡng và bị chết, để lại xoang chứa đầy dịch bào.

Một trong những đặc điểm của thực vật, nhất là thực vật lâu năm: không chỉ sự sinh trưởng sơ cấp của mô làm cho thân cây dài ra, mà còn có sự sinh trưởng thứ cấp, qua đó thân cây càng to ra từ năm này đến năm khác. Trong sự sinh trưởng thứ cấp sẽ tạo nên các mô thứ cấp của thân. Đối với cây một năm, sự sinh trưởng thứ cấp bị hạn chế; còn đối với cây lâu năm, đặc biệt là cây gỗ, thì sự sinh trưởng thứ cấp làm cho cây đạt kích thước lớn và tồn tại được trong nhiều năm. Hình 5.6 nêu các giai đoạn phân hóa các mô thứ cấp của thân, đặc biệt là của mô xylem thứ cấp, phloem thứ cấp từ tầng phát sinh bó mạch tạo nên trụ cứng chắc của thân với các vòng gỗ hằng năm và mô thứ cấp của vỏ từ tầng phát sinh vỏ.



***Hình** 5.6.* **Sinh trưởng sơ cấp và sinh trưởng thứ cấp của thân cây**

Kết quả của pha phân hóa, nhiều loại tế bào thực vật được hình thành và mỗi loại tế bào được chuyên hóa để thực hiện một chức năng riêng trong đời sống của cây.

5.4. CÁC CHẤT ĐIỀU HÒA SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN

5.4.1. Hoocmon thực vật

Các hoocmon thực vật là những phân tử bé. Sự vận chuyển của chúng từ tế bào này sang tế bào khác thường xuyên qua thành tế bào. Nói chung, hoocmon thực vật điều hòa sự sinh trưởng và phát triển của cây thông qua sự tác động lên sự phân bào, sự kéo dài và biệt hóa tế bào. Một số hoocmon có tác dụng điều hòa sự đáp ứng của cây đối với các kích thích môi trường một cách tức thời. Mỗi hoocmon có tính đa hiệu tùy thuộc vào kiểu tương tác của chúng, vào nồng độ và tùy thuộc vào giai đoạn phát triển của cây (bảng 5.1). Cây thường sản xuất một lượng ít hoocmon nhưng gây ảnh hưởng lớn bởi vì các tín hiệu hoocmon được khuếch đại bằng nhiều cách. Một số hoocmon có thể làm thay đổi hoạt tính của gen bằng cách gây ảnh hưởng lên hoạt tính của enzym, hoặc thay đổi hoạt tính của màng. Bất cứ tác động nào nêu trên đều có thể gây ảnh hưởng lên sự trao đổi chất và phát triển của tế bào khi đáp ứng với một số ít phân tử hoocmon. Con đường truyền đạt thông tin đã khuếch đại tín hiệu hoocmon và tạo mối liên lạc giữa hoocmon đó với các đáp ứng của tế bào.

Bảng 5. Một số hoocmon thực vật chính và vai trò của chúng

Hoocmon	Vị trí sản sinh và phát hiện	Vai trò chính
Auxin (IAA)	Phôi của hạt, mô phân sinh của chồi đỉnh, lá non	Kích thích kéo dài thân (với nồng độ thấp); sinh trưởng của rễ; biệt hóa tế bào; phân cành; điều chỉnh sự phát triển quả; tăng ưu thế đỉnh; có chức năng trong hướng quang và hướng đất; phân hóa xylem; làm chậm sự rụng lá
Cytokinin	Tổng hợp trong rễ và vận chuyển đến các phần khác	Ảnh hưởng lên sự phát triển và phân hóa của rễ; kích thích phân bào và sinh trưởng; kích thích nảy mầm; ngăn cản thoái hóa
Giberelin	Mô phân sinh của chồi đỉnh và rễ, lá non, phôi	Kích thích sự nảy mầm của hạt và chồi; kéo dài thân và sinh trưởng của lá; kích thích ra hoa và tạo quả; ảnh hưởng lên sự sinh trưởng và phân hóa của rễ

Brassinosteroid	Hạt, quả, thân, cành, lá và chồi hoa	Ức chế sự sinh trưởng rễ; làm chậm sự rụng lá; kích thích sự phân hóa xylem
Axit abscisic	Lá, thân, rễ, quả xanh	Ức chế sinh trưởng; đóng khí khổng khi bị stress nước; kích thích sự ngủ của hạt
Etilen	Mô quả chín, mắt thân, lá già và hoa	Kích thích sự chín của quả; đối lập với một số tác động của auxin; kích thích hoặc ức chế sự sinh trưởng và phát triển của rễ, lá và hoa (tùy loài)

5.4.2. Các loại hoocmon thực vật và vai trò của chúng

a) Auxin (AIA)

– Có 3 dạng auxin chính: auxin a, auxin b, và heteroauxin.

Tất cả thực vật bậc cao, thực vật bậc thấp và một số vi khuẩn đều có AIA. Cây dứa có hàm lượng auxin cao: 6mg/1kg tươi. Auxin được tổng hợp trước hết ở mô phân sinh, ở lá và lá mầm. Mô dự trữ của hạt và hạt phấn có rất nhiều auxin. Đặc biệt auxin có rất nhiều ở bao lá mầm cây hoà thảo. Từ 10.000 bao lá mầm của lúa tiểu mạch có thể chiết xuất 1mg auxin.

AIA được tổng hợp chủ yếu ở đỉnh chồi ngọn và từ đó vận chuyển xuống dưới tốc độ 5 - 15mm/giờ. Sự vận chuyển có tính phân cực nghiêm ngặt, tức là vận chuyển hướng gốc. Chính vì vậy mà càng xa ngọn hàm lượng auxin càng giảm dần tạo nên một gradien nồng độ giảm dần từ đỉnh ngọn xuống gốc cây. Các lá non, phôi hạt, tượng tầng cũng có tính chất tương tự. Sự tổng hợp auxin từ triptophan diễn ra thường xuyên và được xúc tác bởi hàng loạt enzym.

– Sự phân giải auxin cũng là quá trình quan trọng để điều chỉnh lượng auxin có trong cây. Sau khi tác động sinh trưởng, auxin có thể bị phân giải thành dạng không có hoạt tính, hay trong trường hợp dư thừa hàm lượng auxin cao có thể phân giải (do AIA oxydaza) biến đổi thành metilen oxyt không có hoạt tính. Quá trình này diễn ra rất mạnh, đặc biệt ở rễ. Auxin có thể mất hoạt tính do quá trình quang oxy hóa.

Trong cây, auxin có thể ở dạng tự do khi hoạt động, hoặc ở dạng liên kết khi không hoạt động. AIA liên kết trong cây chủ yếu với gluxit (tạo nên indolaxetil-inositol) hoặc liên kết với axit amin (*ví dụ* như AIA - aspartat, AIA - glyxin; AIA - alanin). Vai trò của AIA liên kết là dự trữ để làm giàu lượng AIA trong cây, tránh tác dụng của AIA oxydaza, tham gia một phần vào dạng vận chuyển.

– Cơ chế tác động của auxin: Tính chất tác động đối lập của auxin là

phụ thuộc vào nồng độ. Nếu nồng độ quá ngưỡng thì nó có tác dụng ức chế sinh trưởng. Giải thích hiện tượng này là do sự liên kết giữa auxin với một hệ thống enzym (hay một chất nhận nào đó). Nhiều phân tử auxin liên kết lên một chất nhận, có sự cạnh tranh với các điểm tiếp cận, do đó các phân tử auxin tự ức chế tác động kích thích của nhau.

Đối với các bộ phận của cây cũng như các giai đoạn phát triển của cây, việc thử nghiệm để tìm nồng độ tối thích cho hoạt tính của auxin có ý nghĩa quan trọng trong thực tiễn sản xuất.

Cơ chế tác dụng của auxin rất phức tạp, cần phải tìm hiểu kỹ để có thể ứng dụng có kết quả trong công nghệ sinh học cây trồng: auxin có ảnh hưởng to lớn đến các tính chất vật lý như ngưỡng nhiệt ngưng tụ, độ nhớt của protein, thúc đẩy tốc độ hút nước và chất khoáng. Auxin có tác động rõ rệt đối với quá trình hô hấp và trao đổi năng lượng (xử lý auxin với nồng độ từ 5 - 10^{-5}M, sau 15 - 30 phút hàm lượng ATP trong thân tăng lên gấp 2 lần). Auxin còn có ảnh hưởng đến trao đổi axit nucleic. Auxin có tác dụng nhiều mặt lên quá trình sinh trưởng của tế bào, hoạt động của tầng phát sinh, sự hình thành rễ, hiện tượng ưu thế ngọn, tính hướng của cơ quan, sự ra hoa, tạo quả và hình thành quả không hạt.

+ Tác động sinh lý của auxin kích thích sự trương giãn của tế bào, đặc biệt theo chiều ngang, làm tế bào lớn lên: AIA gây ra sự giảm độ pH trong thành tế bào, hoạt hóa enzym phân giải các polysaccarit, làm cho liên kết giữa các sợi xenluloz lỏng lẻo và làm cho thành tế bào giãn ra dưới tác dụng áp suất thẩm thấu của không bào trung tâm.

Ngoài ra auxin cũng kích thích sự tổng hợp các hợp phần cấu trúc thành tế bào (xenluloz, pectin, hemixenluloz...).

Sinh trưởng của tế bào và mô được kích thích trong điều kiện pH thấp (pH = 5), ta gọi đó là hiện tượng "sinh trưởng axit". Chính ion H^+ đã hoạt hóa enzym phân giải các cầu nối ngang polysaccarit giữa các sợi xenluloz với nhau làm cho các sợi xenluloz tách rời nhau và dễ trượt lên nhau. Dưới ảnh hưởng của sức trương tế bào do không bào hút nước vào mà các sợi xenluloz đã mất liên kết, trượt lên nhau làm cho thành tế bào giãn ra. Vai trò auxin là gây nên sự giảm pH của thành tế bào bằng cách hoạt hóa bơm proton (H^+) nằm trên màng sinh chất; khi có AIA, bơm proton chuyển H^+ từ trong tế bào vào thành tế bào (độ pH từ 6 - 7 giảm xuống 4).

Để tế bào sinh trưởng được thì song song với sự giãn thành tế bào còn xảy ra sự tổng hợp mới các cấu trúc tế bào. Người ta cho rằng chính auxin có vai trò hoạt hóa gen để tổng hợp nên các enzym cần thiết cho sự tổng hợp các hợp phần đó.

+ Auxin có tác động đến tính hướng động (hướng quang và hướng đất)

Bằng sử dụng nguyên tử đánh dấu đã cho biết AIA được phân bố nhiều hơn ở phần khuất ánh sáng cũng như phần dưới của cơ quan nằm ngang, gây nên sự sinh trưởng không đều ở hai phía của cơ quan. Có 2 nguyên nhân:

- Khi bị kích thích, sự vận chuyển phân cực của auxin bị ức chế.
- Có sự tồn tại một điện thế trong cơ quan đó: auxin trong cây thường bị ion hóa, do đó sự phân bố điện dương nhiều hơn.

+ Auxin gây hiện tượng ưu thế ngọn:

Hiện tượng ưu thế ngọn là hiện tượng phổ biến trong cây. Khi chồi ngọn và rễ chính sinh trưởng sẽ ức chế sinh trưởng của chồi bên và rễ phụ và ngược lại. Đó là do lượng AIA được hình thành trên ngọn cao hơn và được vận chuyển xuống dưới. Trên con đường đi xuống, nó đã ức chế sinh trưởng chồi bên. Nếu cắt đỉnh ngọn tức là làm giảm hàm lượng auxin nội sinh sẽ kích thích chồi bên sinh trưởng. Tác dụng của xytokinin ngược lại (làm yếu ưu thế ngọn) kích thích chồi bên sinh trưởng. Do đó mức độ của ưu thế ngọn phụ thuộc về tỷ lệ giữa auxin/xytokinin. Càng gần chồi ngọn, tỷ lệ này càng cao và ưu thế chồi ngọn càng mạnh mẽ.

+ Auxin kích thích sự ra rễ:

Tác động hình thành rễ, đặc biệt là rễ phụ, hiệu quả của auxin khá đặc trưng (giâm cành, chiết cành). Thường gồm 3 giai đoạn:

- Phân hóa tế bào ở vùng tầng phát sinh.
- Xuất hiện mầm rễ.
- Mầm rễ phát triển thành rễ phụ, xuyên qua vỏ ra ngoài rễ.

Sự phân hóa tế bào cần lượng auxin khá cao. Đó là lượng auxin nội sinh và auxin bổ sung từ bên ngoài. Kỹ thuật nuôi cấy mô và nhân giống vô tính cần thiết bổ sung auxin với một liều lượng thích hợp nhằm kích thích sự đâm rễ (AIB và ANA ở nồng độ 4000 - 6000ppm ngâm 3 - 5 giây; với nồng độ 50 - 100ppm ngâm cành chiết khoảng 24 giờ).

+ Auxin kích thích sự hình thành quả và tạo quả không hạt.

Phôi hạt (phát triển từ hợp tử) là nơi tổng hợp auxin sẽ khuếch tán vào bầu nhuỵ và kích thích bầu nhuỵ lớn lên thành quả. Quả chỉ được hình thành khi có sự thụ tinh. Bổ sung thêm auxin cho hoa dùng 2,4D: 5 - 10ppm, ANA: 20 - 30ppm, 4 CPA: 15ppm cho cà chua làm tăng hoặc thay thế lượng auxin nội sinh trong phôi do đó có thể không cần quá trình thụ phấn, thụ tinh mà bầu vẫn lớn lên và tạo thành quả. Đó là lý do để giải thích quả không qua thụ tinh và không có hạt.

+ Auxin kích thích sự chuyển động của chất nguyên sinh, làm tăng sự

di chuyển chất nguyên sinh trong trao đổi chất, kích thích các quá trình sinh tổng hợp và ức chế sự phân giải hợp chất cacbon sẽ thúc đẩy các quá trình sinh lý (quang hợp, hô hấp, hấp thụ và vận chuyển nước, muối khoáng và chất hữu cơ trong cây).

+ Auxin kìm hãm sự rụng lá, hoa, quả. Auxin ức chế sự hình thành tầng rời ở cuống lá, hoa, quả là nơi khá nhạy cảm với các chất ức chế sinh trưởng. Phun auxin lên lá, hoa, quả (phun α ANA: 10ppm cho nho; 20ppm cho táo hay 2,4D 8 - 16ppm cho nụ hoa nho) sẽ tránh được sự rụng sớm lá, hoa và quả non, tạo cho năng suất được ổn định và nâng cao.

b) Giberelin

Giberelin là nhóm phytohoocmon được phát hiện sau auxin khi nghiên cứu "bệnh lúa von" do nấm gây bệnh *Gibberella fujikuroi*, được Kurosawa (Nhật Bản) phân lập từ 1926 và Yabuta (1934). Axit giberelic ở lúa von có công thức hóa học $C_{19}H_{22}O_6$ gọi là Giberelin A_3 có hoạt tính mạnh nhất.

Ngày nay đã có trên 50 loại giberelin GA_1, GA_2,... GA_{52}. GA được tổng hợp trong phôi đang sinh trưởng, trong các cơ quan đang sinh trưởng (lá non, rễ non, quả non). Từ 100.000 búp non cây hướng dương có thể thu 1mg GA_3. GA vận chuyển không phân cực như auxin. Tốc độ vận chuyển qua nhu mô đạt từ 5 - 20mm/giờ, tương đương với vận chuyển chất đồng hóa khác. Sự vận chuyển cần tiêu tốn năng lượng. Mạch libe là con đường vận chuyển chính của giberelin và auxin từ lá xuống. Trong tế bào thì lục lạp là bào quan tổng hợp GA mạnh nhất.

GA được tổng hợp từ geranyl - geraniol (20C) tới mevalônat, qua một số phản ứng mà chất trung gian quan trọng nhất là axit kaurenic, cơ sở của sự tổng hợp giberelin, với enzym và ATP, $NADPH_2$ là sản phẩm sẵn có trong lục lạp.

GA trong cây cũng có dạng tự do và liên kết với glucoz và protein. Khác với auxin, GA khá bền vững và khả năng phân giải rất ít.

– Cơ chế tổng hợp và tác động của GA:

GA được tổng hợp vào ngày thứ hai của sự nảy mầm ở phôi hạt. GA được giải thoát từ phôi, khuếch tán qua nội nhũ tới lớp alơron để kích thích sự hình thành và giải phóng enzym thuỷ phân trong alơron. Sau đó enzym được khuếch tán vào nội nhũ để thuỷ phân các chất đa phân tử thành đơn phân tử kích thích sự nảy mầm của phôi. Các tế bào alơron là tế bào sống không phân chia, có chức năng đặc trưng là hình thành và giải phóng các enzym tiêu hóa khối nội nhũ của hạt.

GA cảm ứng hoạt hóa gen mã hóa cho enzym α - amilaza và các enzym

thuỷ phân khác. Ngoài tác dụng hoạt hóa gen, GA còn kích thích các enzym xâm nhập vào nội nhũ. Chính nhờ tác dụng mở gen mà GA có vai trò quan trọng trong sự phân chia tế bào, sự kéo dài tế bào, sự phân hóa hoa (chất florigen là hoocmon kích thích ra hoa là tập hợp giberelin và antezin).

GA làm tế bào kéo dài, lớn lên - liên quan với cơ chế hoạt động của bơm proton và giãn nở của thành tế bào (như auxin).

– Hiệu quả sinh lý của giberelin:

Giberelin với nồng độ thích hợp (thường là 10^{-6}M/l) có tác dụng sinh lý nhiều mặt: Kích thích sự phân chia và kéo dài tế bào, kích thích ra hoa, tạo quả. Đặc biệt làm cây cao vóng lên rõ rệt. Tuy nhiên giberelin và auxin có hoạt tính khác nhau. Chẳng hạn GA không ảnh hưởng đến sự rụng lá, rụng quả, sự rũ xuống của cành bên, nhưng lại kích thích kéo dài thân và kích thích sự ra hoa.

+ GA kích thích thân mọc cao, dài là hiệu quả sinh học rõ rệt nhất làm thân mọc cao, dài ra, các lóng (ở họ hoà thảo) vươn dài ra: phun GA 10 - 100ppm, 3 lần 2 - 4 tuần/1 lần làm cho mía dài dóng ra, sản lượng đường tăng 20 - 30%). Đó là do GA có tác động lên tế bào theo chiều dọc, làm tăng nhanh sự sinh trưởng dinh dưỡng, tăng sinh khối của cây (với nồng độ 20 - 50ppm). Tăng hiệu suất xơ và chất lượng sợi ở cây đay, cây lanh; ở nho phun nồng độ 5 - 40ppm, tuỳ giống - năng suất tăng gấp 2 lần.

+ GA có tác động rõ rệt đối với các đột biến lùn: Các đột biến lùn ở đậu, ngô... (có chiều cao chỉ bằng 20% chiều cao cây bình thường) là các đột biến đơn giản dẫn đến có khi thiếu một vài gen chịu trách nhiệm cho tổng hợp GA, do đó ở các đột biến này hàm lượng GA rất ít hay không có. Bổ sung lượng GA cần thiết làm cho cây phát triển có độ cao bình thường. Hiệu quả sinh lý này rất nhạy cảm, nên được dùng để xác định xem lượng GA có trong cây nhiều, ít, hay không có (biện pháp thử nghiệm).

+ GA kích thích sự nảy mầm của hạt, củ và thân ngầm:

• GA phá vỡ trạng thái ngủ nghỉ. Trong trường hợp này GA đã kích thích sự tổng hợp và hoạt tính amilaza và enzym thuỷ phân như proteaza, v.v...

• GA đã phân giải tinh bột thành đường, tạo nguyên liệu và năng lượng cho quá trình nảy mầm. Thêm 1 - 3mg GA/1kg đại mạch làm cho hạt nảy mầm sớm hơn 1 - 2 ngày (dùng trong sản xuất bia).

• Xử lý GA thúc đẩy enzym xenlulaza, hemixenlulaza phá vỡ trạng thái nghỉ, ngủ của hạt, củ, căn hành (dùng cho hạt đào, mận, mầm khoai tây): phun GA 2ppm kết hợp xông hơi có thể làm khoai tây sau thu hoạch đạt tỷ lệ nảy mầm lớn hơn 90% trong 5 - 7 ngày.

+ GA kích thích ra hoa và tạo quả sớm, quả không hạt. Thuyết

hoocmon ra hoa (florigen), có mặt giberelin GA kích thích sự ra hoa của cây dài ngày có thể ra hoa trong điều kiện ngày ngắn, làm tăng hiệu quả xuân hóa, biến cây 2 năm thành 1 năm. GA kết hợp với t^0 thấp (4 - 10^{0}C) phá sự ngủ nghỉ, kích thích ra hoa sớm cho xà lát, su hào, cải lấy hạt. GA có tác động đến cơ quan giới tính: ức chế sự phát triển hoa cái và kích thích sự phát triển hoa đực.

Trong sự sinh trưởng của quả, GA có vai trò như auxin, làm tăng kích thước quả, tạo quả không hạt (nho dùng GA_3 5 - 20ppm, táo: 400ppm). Hiệu quả rõ rệt khi phối hợp GA với auxin (ở táo dùng 250ppm GA_3 + 10ppm auxin). (Giberelin có tác động làm cho tổng hợp auxin được tăng cường, hạn chế sự phân giải auxin). Phun 1 - 20ppm GA lên nụ hoa, quả non để phòng hoa, quả không rụng.

+ GA tác động tới các quá trình trao đổi chất: như quang hợp, hô hấp trao đổi nitơ và photpho, trao đổi axit nucleic, hoạt tính enzym α - amilaza, proteaza, enzym thuỷ phân (đặc biệt là β - amilaza trong sản xuất bia, bánh kẹo).

GA ảnh hưởng tới thành phần hóa học, số lượng và kích thước quả, hạt (xử lý GA làm tăng lượng đường trong quả nho).

GA thúc đẩy sự sinh trưởng cây gỗ non và tạo thành cành mới.

Trong công nghệ sinh học cây trồng, để cho tác động của GA lên sinh trưởng và phát triển của cây phát huy hết hiệu quả, ngoài việc sử dụng đúng liều lượng thích hợp thì cần cung cấp đầy đủ chất dinh dưỡng cho cây.

c) Xytokinin

Là hoocmon có tác động kích thích sự phân chia tế bào. Năm 1963 Letham và Miller tách chiết được xytokinin đầu tiên ở hạt ngô và đặt tên là zeatin. Về sau xytokinin được phát hiện ở hầu hết các mô và cơ quan thực vật. Trong "sữa phôi" của phôi một số loài cây (dừa) chứa 1,3 - diphenylure thuộc xytokinin. Các cơ quan non (chồi, lá non, quả non), tầng phát sinh, mô sẹo, hạt và quả cũng chứa xytokinin, trong 10ml dịch cây nho chứa 0,5 - 1,0μl xytokinin. Đầu chóp rễ chính và rễ phụ là trung tâm tổng hợp xytokinin, từ đó nó được vận chuyển lên phía trên theo mạch gỗ với dòng thoát hơi nước. Các chất xytokinin nhân tạo phun lên lá di chuyển khó khăn hơn vì không vận chuyển theo mô mềm. Tuy nhiên cũng có sự vận chuyển hướng gốc. Trong cây xytokinin ở dạng tự do hay liên kết và bị phân giải bởi các enzym.

– Cấu trúc: Phần lớn xytokinin là dẫn xuất của adenin.

Xytokinin mất hoạt tính do việc hình thành glucozit; liên kết 6 - amino bị tách ra, tiếp theo bằng phản ứng oxy hóa, hoặc chuyển hóa gốc adenin

gây nên sự mất hoạt tính. Sự thay thế ở vòng adenin làm biến đổi hoạt tính sinh học, nhưng có 200 dẫn xuất của ure như clorophenyl phenylure có hoạt tính mạnh như xytokinin.

– Cơ chế tác động. Xytokinin tác động kích thích quá trình phân chia tế bào, kích thích hình thành cơ quan mới, ngăn chặn sự hóa già của cây ở mức độ phân tử và tế bào.

Xytokinin kiểm tra sự tổng hợp protein từ giai đoạn dịch mã, vì vậy khi thiếu xytokinin thì tế bào không phân chia được mặc dầu ADN có thể được tiếp tục tổng hợp nhưng quá trình tổng hợp protein không xảy ra.

Xytokinin ngăn chặn sự hóa già có liên quan đến khả năng ngăn chặn sự phân huỷ protein, axit nucleic và diệp lục.

– Hiệu quả sinh lý của xytokinin:

+ Các chức năng khác nhau ở mức độ tế bào:

Xytokinin kích thích sự phân chia tế bào với sự hiện diện của auxin. Nó thúc đẩy sự lớn lên của tế bào nhưng khác auxin, nó thúc đẩy sự tổng hợp protein.

+ Vai trò của xytokinin ở mức độ cơ thể:

• Xytokinin kích thích sự tạo mới các chồi và loại bỏ kìm hãm sự ngủ của chồi, trong khi đó hạn chế sự phát triển của rễ.

• Thúc đẩy sự phá thời kỳ ngủ của các hạt (rau diếp, thuốc lá, cỏ chĩa ba) và một số mầm (nho) làm cho sự nảy mầm được dễ dàng.

• Xúc tiến sự phát triển các chùm hoa ở một số loài cây trong điều kiện quang chu kỳ không thuận lợi.

• Xytokinin và ethrel, kích thích(ở nồng độ 50 - 750ppm) sự hình thành hoa cái.

• Kích thích sự chuyển hóa các tiền lạp thể thành lục lạp, làm chậm sự phân huỷ diệp lục, làm chậm sự hóa già của lá.

+ Xytokinin tác động tới sinh trưởng tế bào:

Xytokinin cần thiết cho sự phân chia của tất cả tế bào thực vật

• Các mô của cây một lá mầm, cây hạt trần và các cây họ dương xỉ rất khó trồng nhưng cho thêm sữa dừa hay kinetin sẽ làm cho tế bào kéo dài, phát triển và tăng kích thước.

• Tác động của xytokinin tới sự phân chia tế bào còn quan sát được ở vi khuẩn (*Escherichia coli*) và nguyên sinh động vật.

• Tác động của xytokinin thấy rõ ở 2 giai đoạn phân chia tế bào: xytokinin làm tăng hàm lượng ADN và giai đoạn phân chia thành 2 tế bào mới.

Xytokinin có thể làm tăng kích thước của tế bào. Ở rễ và thân, các

xytokinin kìm hãm sự kéo dài theo chiều dọc nhưng kích thích sự mở rộng kích thước theo chiều ngang và bề dày của cơ quan các loại cải củ.

Xytokinin kích thích sự tổng hợp protein, tham dự vào ARN, bảo đảm cho sự gắn các axit amin vào chuỗi polypeptit.

+ Xytokinin kích thích tạo thành cơ quan mới:

Trên những đoạn thân cây thuốc lá trong môi trường nuôi cấy mô, hiệu quả ức chế của AIA 5.10^{-8}g/ml (hay $1,4.10^{-7}$M) đối với sự tạo chồi mới có thể được cân bằng nếu thêm adenin với nồng độ cao ($7.5.10^{-5}$g/ml). Kích thích tạo thành rễ mới khi sử dụng liều lượng cân bằng giữa auxin và xytokinin (2.0^{-6}g/ml AIA và 2.10^{-8}g/ml kinetin). Đối với sự tạo chồi mới thì tỷ lệ trên là đối với xytokinin và auxin. Người ta thấy một sự đối kháng giữa auxin là hoocmon tạo rễ và xytokinin là hoocmon quy định tạo cành mới. Người ta xác định một tỷ lệ 10^{-6}g/ml kinetin và 3.10^{-8}g/ml auxin cho một sự tạo cành mới (tỷ lệ 35 và 1 đối với 2 chất); nếu dùng adenin thì sử dụng tỷ lệ 1500 và 1. Tác động của xytokinin đối với sự tạo rễ mới, nói chung là ức chế, trừ trường hợp sử dụng với nồng độ thấp thì có tác động dương tính một cách gián tiếp qua sự phân bào và sự phân hóa tế bào.

d) Các chất ức chế sinh trưởng (inhibitors)

Trong quá trình sinh trưởng và phát triển, hai nhân tố đối lập kích thích và kìm hãm đồng thời tác động bảo đảm tính cân bằng, điều hoà sự trao đổi chất và các quá trình sinh lý ở thực vật diễn ra bình thường. Thuộc về các chất ức chế sự sinh trưởng có: axit absixic, etilen, các hợp chất phenol, các chất gây ức chế, chất diệt cỏ.

– *Axit absixic* (AAB, ABA, còn được gọi là chất gây ngủ, hoocmon của tai nạn):

Năm 1953, Osborne tìm thấy chất làm rụng lá (absixin) sau đó do tác động làm ngủ, nghỉ các chồi nên đặt tên là chất gây ngủ (dormin). Năm 1968, Addicott đặt tên là axit absixic. Nó được tách chiết từ cơ quan đang ngủ nghỉ hay sắp rụng ở nhiều thực vật bậc cao, dương xỉ, rêu, mộc tặc, lá và quả bông, ...

+ Đặc điểm:

AAB được sinh tổng hợp bắt nguồn từ nhiều phần tận cùng terpenoit của phân tử carotenoit, đặc biệt là violaxantin. Sinh tổng hợp AAB tiến hành một cách nhanh chóng khi cây và lá gặp nạn (hạn, úng, đói chất dinh dưỡng, bị bệnh hay bị tổn thương, v.v...). Sự tăng nhanh hàm lượng AAB có liên quan đến sự tạo mới AAB một phần là do sự chuyển đổi từ dạng liên kết thành dạng tự do.

Cơ chế của tác động AAB được giải thích là: trong lúc tế bào ở trạng

thái ngủ, nghỉ thì các hoạt động tổng hợp axit nucleic (ADN), protein và enzym bị ức chế. Khi xử lý GA (là chất đối kháng với AAB) hay xử lý bằng nhiệt độ thấp, làm cho lượng GA nội sinh tăng lên sẽ giảm tác động ức chế của AAB lên hệ thống đó, quá trình sinh trưởng và phát triển do đó mà được tiếp diễn. Tác động của AAB lên quá trình sinh trưởng là:

• Làm biến đổi điện thế màng tế bào, điều tiết sự vận chuyển ion K^+ qua màng, liên quan đến sự đóng mở của khí khổng. Khí khổng đóng khi lượng AAB nhiều.

• Ức chế sự tổng hợp ARN do đó ức chế tổng hợp protein. Hiệu quả này ngược lại với hiệu quả hoạt hóa gen của GA và các hoocmon khác.

+ Vai trò sinh lý của axit absixic:

AAB là một chất ức chế mạnh mẽ sinh trưởng, nhưng với nồng độ cao không gây độc cho cây.

• Vai trò chủ yếu là kìm hãm sự sinh trưởng và phát triển. Đó là chất đối nghịch với GA, làm chậm sinh trưởng của cành, của các lóng làm chúng không dài lên được.

AAB gây nên trạng thái ngủ của chồi (ở cây lá rụng, cây họ cam quýt, khoai tây, begonia), của hạt (rau diếp, hoà thảo, rau cần).

AAB là một trong các chất kìm hãm thấm vào chóp rễ, tham gia vào các hoạt động hướng đất của rễ.

Ở các cây ngày ngắn, lượng AAB cao là dấu hiệu gây nên sự ngủ của các phần vỏ hạt hay sự ngủ của chồi vào mùa thu, nó kích thích sự tạo củ cây ngày ngắn.

• AAB làm lỗ khí đóng (với nồng độ 10^{-7}M sau 3 phút xử lý). Trong trường hợp thiếu nước, chỉ sau vài phút mất nước, hàm lượng của AAB tăng lên một cách nhạy cảm, gấp đến 40 lần trị số ban đầu sau 4 giờ. Nếu lá lại có nước, lượng AAB hạ thấp xuống trị số khởi đầu.

AAB là hoocmon có vai trò điều chỉnh sự đóng mở lỗ khí khổng, có liên quan tới sự vận động nhanh chóng của ion K^+.

AAB hoạt hóa kênh K^+ làm mất K^+ nên sức trương nước của tế bào giảm, làm khí khổng đóng lại.

• AAB được xem là hoocmon thích ứng với tai nạn, khi cây phải chống lại các điều kiện bất lợi như hạn hán, thời tiết xấu, lỗ khí đóng, rụng lá, cơ quan đi vào cuộc sống tiềm ẩn (ngủ, nghỉ). *Ví dụ*: Cây phải biến đổi tăng nhanh hàm lượng AAB để thích ứng với điều kiện thiếu nước của môi trường đó (lỗ khí đóng lại, giảm sự thoát hơi nước).

• AAB được xem là một phytohoocmon của sự hóa già. Mức độ hóa già

của cơ quan và của cây gắn liền với sự tăng hàm lượng AAB. Khi hình thành cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ cũng là giai đoạn tổng hợp và tích luỹ AAB nhiều nhất và tốc độ hóa già cũng tăng theo.

– *Etilen* ($CH_2 = CH_2$):

+ Tính chất:

• Là một loại phytohoocmon ở dạng khí, có tác động kích thích sự chín của quả (hoocmon của sự chín), nó có trong tất cả các mô của cây với một số lượng nhỏ. Do tác dụng làm rụng lá, hoa nên etilen được xếp vào chất kìm hãm sinh trưởng.

Etilen có nhiều ở quả đang chuẩn bị chín, mô bị bệnh, mô đang hóa già,v.v... Metionin là chất tiền thân của etilen; ở quả xanh không có sự chuyển đổi này.

Đối với C_2H_4, nồng độ 0,01 là có tác động sinh lý. Một nửa của tác động tối đa là 0,1ppm; nồng độ bão hoà 10ppm. Đối với propylen có tác động kìm hãm 100 lần kém thua (đối với thân đậu) và 500 lần kém thua (đối với lá chồi búp cà chua) so với etilen.

• Sự sản sinh etilen trong thực vật diễn ra rất phổ biến:

Ở quả táo, lê, đào, chuối, dưa hấu trong quá trình chín, một lượng lớn C_2H_4 thoát ra, trừ cam quýt. Lượng thoát ra từ 0,001 - 0,5 mol/kg/giờ nghĩa là chừng 0,03 - 15mg/kg/ngày. (1 lít $CH_2 = CH_2$ có khối lượng là 1,25g). Sự thoát etilen mạnh khi chín và sau đó giảm sút.

Sự thoát etilen tăng theo nhiệt độ tới 20°C như hầu hết ở các hiện tượng sinh lý. Nó sút kém dần ở hạt nảy mầm (rau diếp, hạt hoà thảo) và ở hành tỏi, ở hoa (hoa lan, hoa dâu tây) và ở lá già.

Auxin và 2,4D, axit naptalen axetic kích thích rõ rệt sự thải etilen. Các va chạm, cắt, gãy thúc đẩy và làm tăng nhanh sự sinh thoát etilen (các mảnh cắt khoai tây, chuối, dưa hấu) sự xếp chồng dưa hấu; va chạm và ngay cả khi không va chạm (cam, quýt).

+ Vai trò sinh lý của etilen: Với nồng độ 0,01 - 10ppm trong không khí, các tác dụng sinh lý của etilen nhiều mặt.

• Làm tăng nhanh quá trình chín ở quả. Các quả táo chín ương thúc đẩy sự chín của chuối khi để cạnh nhau. Muốn cho quả chín chậm (bảo quản có tính thương mại), tức hạn chế lượng C_2H_4 thải ra bằng cách nhặt riêng các quả chín, hay hạ thấp nhiệt độ và giảm độ thoáng khi bảo quản.

Dùng ethrel (sản sinh ra etilen) 500 - 5000ppm phun cho quả trước thu hoạch 4 tuần lễ sẽ làm cho quả chín đồng loạt trước 2 tuần. Dùng với nồng độ 500 - 1000ppm, ethrel kích thích chín của các loại quả. Muốn kích thích sự ra hoa, tạo quả trái vụ ngoài các auxin hay dùng (2,4D, α ANA:

5 - 25ppm) phun lên quả, còn dùng đất đèn (CaC_2) thả trên nón dứa, khi gặp mưa đất đèn giải phóng C_2H_4 làm quả chín đồng loạt, ý nghĩa kinh tế khá cao, có thể tăng thêm vụ. Ethrel và β - hydroxyetilhydrazin là các sản phẩm dùng kích thích sự ra hoa trái vụ. Ethrel và xytokinin kích thích sự hình thành hoa cái. Với nồng độ 50 - 250ppm phun trên bầu bí, hoa cái xuất hiện khá phổ biến. Lai ở F_1 giữa bầu bí phun GA (cho toàn hoa đực) với bầu bí chỉ mang hoa cái, cho các hạt lai tốt.

• Làm rụng lá, quả do etilen: Etilen là hoocmon chín nên gây rụng. Khi lá già hàm lượng etilen tăng cao, trong khi đó auxin (kìm hãm sự rụng lá) thì hạ thấp xuống. Etilen chỉ kìm hãm sự phân bào ở vùng có tầng rời, kích thích sự tổng hợp của enzym xenlulaza và pectinaza, làm tăng sự già của tế bào. Vì vậy sự rụng lá, quả lệ thuộc vào tỷ lệ auxin/etilen. Nếu tỷ lệ này thấp thì gây rụng; ngược lại tỷ lệ cao ngăn ngừa chống rụng. Muốn chống rụng phun thêm auxin cho hoa quả.

• Ức chế pha kéo dài của tế bào (đặc biệt ở rễ): Sự phát triển của mầm khoai tây bị kìm hãm bởi etilen. Trong quá trình chín của quả (táo, lê) etilen sản sinh ra sẽ làm chậm sự sinh trưởng của mầm các thân củ.

• Trong nhiều trường hợp, etilen kích thích sự xuất hiện rễ phụ ở cành giâm (xử lý kết hợp auxin và etilen cho kết quả cao hơn xử lý riêng rẽ), ức chế sự phát triển chồi bên, tham dự vào sự vận chuyển phân cực của auxin, can dự vào tính hướng đất của cây: etilen làm chậm vận động quay về phía đất của cơ quan nằm ngang, kích thích sự sinh trưởng ở mặt trên của cơ quan đó. Ta gọi đó là "tính hướng đất kép" (cây đậu, chồi non: lá quay xuống phía dưới) dùng để xác định lượng etilen trong cây.

• Etilen có tác động đánh thức sự ngủ của một số hạt, kích thích sự ra hoa của cây ngày ngắn.

Xác định vai trò sinh lý của etilen cho thấy: trong quá trình chín của quả, tính thấm của màng tế bào trong thịt quả thay đổi dẫn đến sự giải thoát các enzym mới có liên quan đến hô hấp, biến đổi pH, độ mềm của thành tế bào, v.v... gây nên hiệu quả quan trọng kích thích sự tổng hợp của enzym, tham gia vào quá trình chín của quả (thay đổi sản phẩm, mùi, vị, v.v...). Về tác dụng tương hỗ giữa etilen và auxin, người ta cho rằng auxin đã kích thích sự hình thành etilen trong các bộ phận của cây. Auxin chỉ có vai trò kích thích khi ở nồng độ thấp, còn ở nồng độ cao nó lại gây ức chế. Auxin bản thân nó không gây ức chế trực tiếp mà tạo điều kiện cho etilen tổng hợp mạnh trong mô, để etilen gây ra hiệu quả ức chế sinh trưởng. Trong trường hợp etilen kích thích sự rụng lá, quả là do nó kích thích sự tổng hợp enzym xenlulaza phân huỷ thành tế bào.

e) Các phytocrom

– Cấu trúc và đặc tính của phytocrom:

Phytocrom là một cromoprotein có khối lượng phân tử 120.000 - 240.000 dalton với một cấu trúc chất nhị trùng hợp (dimer). Hàm lượng trong cây thường rất thấp 10^{-10} - 10^{-8} M.

Có mặt ở thực vật có màu xanh (ở nấm không có). Trong cây nó có ở mô phân sinh đang ở thời kỳ sinh trưởng mạnh, cũng có ở thân và ở rễ.

Ở cây Hai lá mầm (*ví dụ* ở thân đậu non, phytocrom có ở chồi mầm và ở vùng uốn cong của trụ trên lá mầm.

Ở cây Một lá mầm có ở gần chóp bao lá mầm của các cây úa vàng (lúa mỳ, đại mạch, ngô) ở đó hàm lượng cao hơn cả, hay ở các mắt của cuống lá.

Phytocrom là một sắc tố - enzym của quang chu kỳ, tồn tại trong tối ở 2 dạng P_{660} và P_{730}. Hai dạng này có thể chuyển đổi cho nhau tùy điều kiện nhiệt độ và chiếu sáng.

– Chức năng của phytocrom:

Phytocrom có vai trò nhiều mặt tới sinh trưởng và ra hoa, sự nảy mầm, sự tổng hợp diệp lục và sắc tố, chuyển động của lá và lục lạp, các tiến triển của nhiều hoạt động sinh lý khác.

+ Tác động lên sự ra hoa và sinh trưởng:

• Sự ra hoa có liên quan với nhiều vai trò của hoạt tính nhanh nhạy của phytocrom và những biến đổi tính nhạy cảm của cây đối với ánh sáng theo thời gian. Nó kìm hãm sự tạo hoa của cây ngày ngắn.

• Chức năng của phytocrom còn thể hiện rõ rệt ở cây ngày dài hay cây ngày ngắn.

Đối với cây ngày ngắn: Một sự chiếu sáng đỏ làm gián đoạn giai đoạn tối, sẽ kìm hãm sự ra hoa. Đó chính là P_{730} chất kìm hãm.

Đối với cây ngày dài: P_{730} có tác động kích thích sự ra hoa vào thời gian tối (nếu thời gian tối không quá dài) và thời gian sáng (nếu thời gian sáng không quá dài).

• Phytocrom có tác động đến sinh trưởng của thân: Quan sát rõ ở cây úa vàng. Cây xanh cần thiết thu nhận trong 24 giờ một thời gian sáng để thực hiện quang hợp (gọi là giai đoạn dinh dưỡng ánh sáng) và một thời gian tối. Như vậy là phytocrom có tác động vào thời gian sáng và cả thời gian tối. Bắt đầu thời gian tối, nếu chiếu lâu ánh sáng đỏ xa sẽ kích thích mạnh sự kéo dài các lóng. Nếu thiếu ánh sáng đỏ xa, cây sẽ úa vàng, thân kéo dài, lá bé, nghèo diệp lục.

Ánh sáng đỏ (có tác dụng ngược với ánh sáng đỏ xa) kìm hãm sự sinh

trưởng phôi của hoà thảo, của trụ dưới lá mầm của mù tạc và lóng của cây mầm.

Phytocrom kích thích sinh trưởng lá mầm và lá non cây hai lá mầm (nhưng kìm hãm lá cây một lá mầm).

+ Tác động của phytocrom tới sự nảy mầm:

Các hạt giống nhạy cảm với ánh sáng chịu sự kiểm soát của phytocrom. Sự chuyển hóa từ $P_{660} \rightarrow P_{730}$ đã kích thích sự thức dậy của hạt nảy mầm. Nó đòi hỏi một ít năng lượng và ít nước và có thể thực hiện trên hạt "khô", tức là trước lúc hạt trương phồng.

• Một số hạt trung tính với ánh sáng (cà chua, dưa chuột, v.v...), nhiệt độ nâng cao ($t^o = 30^oC$) có thể gây nên nhu cầu về ánh sáng. Thêm một vài chất ức chế (như cumarin) hay ánh sáng đỏ xa sẽ kìm hãm sự nảy mầm.

• Những hạt bị ánh sáng kìm hãm sự nảy mầm, ánh sáng đỏ xa có thể làm cho hạt nảy mầm trong tối; ánh sáng đỏ đã tác động sự hình thành mạnh mẽ ánh sáng đỏ xa gây nên sự ngủ thứ cấp.

Tác động của ánh sáng đỏ xa có thể đo được, sau 1 giờ để hạt trong tối, đã làm cho tỷ lệ 80% hạt nảy mầm (nếu để 4 giờ trong tối).

• Dung dịch giberelin 5, 10 hay 20µg/l kích thích sự nảy mầm của các quả bế rau diếp, ngay cả trong tối, hiệu quả tỷ lệ với liều lượng sử dụng, tác dụng phối hợp giữa P_{730} và giberelin 5µg/l cho biết kết quả tốt theo thời gian chiếu P_{730}.

Kết quả cho thấy tác động phối hợp và tác động thúc đẩy của P_{730} và giberelin, sau 1 giờ để trong tối (độ nảy mầm được 71% so với 15% đối chứng).

• Tác động quang kìm hãm sự nảy mầm trong khi chiếu sáng lâu:

Sự nảy mầm có thể bị kìm hãm khi chiếu sáng lâu với ánh sáng đỏ xa và xanh.

Khi ngâm nước một cách đầy đủ, tác động kìm hãm hạt nảy mầm của P_{730} có một trạng thái mới. Chỉ ở pha ngâm nước thì hạt nảy mầm mới bị kìm hãm bởi ánh sáng. Trong điều kiện chiếu sáng lâu bằng tia đỏ xa (hay xanh) hàm lượng, tỷ lệ của P_{730} trở nên thấp so với mức bình thường trong tối và chính nó đã cản trở sự nảy mầm.

Tác động của nhiệt độ cao có cùng hiệu quả: nó thúc đẩy sự phân huỷ P_{730} theo chiều hướng của sự nâng cao nhiệt độ. Chẳng hạn hạt rau diếp ở 30^oC trong tối không nảy mầm nhưng ở 20 - 22^0 thì tỷ lệ hạt nảy mầm đạt 50%; ở 5^0C tỷ lệ lớn hơn, đạt 66%.

• Nhiều tác giả đã chứng minh sự hiện diện của phytocrom kích thích

sự kéo dài của trụ dưới lá mầm (là nơi tổng hợp antoxyan) ở ánh sáng đỏ xa (660 - 700nm) và ở ánh sáng xanh (ở 480nm). Phản ứng này gọi là sự không thích đáng của "năng lượng cao".

Ở thực vật, sự kéo dài của thân, có thể thu được khi chiếu lâu ánh sáng đỏ xa.

• Quang kích thích sự nở hoa ở cây ngày dài:

Nhiều cây ngày dài có thể nở hoa nếu sự chiếu sáng đầy đủ và lâu.

Một sự phối hợp chiếu sáng kép và lâu dài (660 và 730nm đồng thời) sẽ cho hiệu quả cao hơn.

+ Tác động của phytocrom đối với tổng hợp sắc tố và enzym:

• Với diệp lục a: sự tổng hợp ở giai đoạn 1, từ protochlorphyl phải thông qua phytocrom:

Ngay từ các phút chiếu sáng đầu tiên có sự chuyển hóa từ tiền diệp lục thành diệp lục, bắt đầu từ điểm 0 có sự tăng diệp lục nhanh chóng.

Trong 3 giờ, sự tổng hợp diệp lục chậm dần.

Tổng hợp diệp lục tăng lên và ổn định trong nhiều giờ.

Như vậy là chiếu trước ánh sáng đỏ cho cây trong một thời gian ngắn (3 giờ) cho thấy tác dụng của P_{660} có hiệu quả tới tổng hợp diệp lục a ngay sau khi chiếu. Hơn thế, sự tổng hợp axit nucleic ở cây úa vàng có vai trò của ánh sáng thông qua phytocrom. Sự tổng hợp các sắc tố antoxyan, flavon, carotenoit, các betaxyanin cũng có vai trò của phytocrom.

– Hình thức và kiểu tác động của phytocrom:

• Phytocrom còn có tác dụng tích cực tới chuyển động của lá cây họ đậu (cây trinh nữ) và sự giải phóng oxy trong quang hợp.

• Phytocrom có ảnh hưởng tới tổng hợp enzym amilaza (lá mầm cây mù tạc) có vai trò gần như P_{730} và GA; tới enzym peroxydaza, scorbatoxydaza, tới glutamat oxydaza, tới phenyl alanin - amoniac - lyaza (PAL).

• Ở một vài loài vi khuẩn lam (như Tolypothrix, Cyanidium) có một vài sắc tố phytocrom. Loại đỏ kích thích tổng hợp phycoerytrin; loại xanh lục kích thích tổng hợp sắc tố phycoxyanin. Cả hai hấp thụ chủ yếu vùng ánh sáng xanh lục và da cam.

Phytocrom ở tảo có vai trò thích ứng trong sự đồng hóa CO_2 ở trong nước, kích thích sự tổng hợp sắc tố ở tảo (tương ứng như phytocrom kích thích tổng hợp sắc tố ở thực vật bậc cao).

Phytocrom là một sắc tố enzym phân bố một cách rộng rãi và phong phú trong các mầm sinh trưởng, vùng sát đỉnh sinh trưởng các mô phân sinh, các cơ quan dự trữ (hành, củ). Vai trò của nó có đặc tính của auxin, tác

động ở mức độ các axit nucleic (hoạt hóa gen), có vai trò trong các tổng hợp, tác động ở mức độ tính thấm của tế bào, có vai trò trong vận động cảm ứng.

Phytocrom có mặt trong nhân của tế bào cây lúa mỳ úa vàng, trong ty thể, lục lạp, tế bào chất và trong màng sinh chất.

Hình thức và kiểu tác động của phytocrom được thể hiện rõ trên 3 loại hình:

+ Phytocrom và màng:

Khi ánh sáng chiếu rọi tới cây, gây nên sự chuyển đổi các đặc tính trên bề mặt rễ, tới điện thế, đến sự vận chuyển của lá và lục lạp. Tác động của phytocrom tới tổng hợp protein màng có thể là:

Một phần phytocrom có thể liên kết ở các hợp phần màng.

Làm thay đổi cấu hình của protein tồn tại ở P_{660} và P_{730}.

Hướng của các phần tử P_{660} và P_{730} khác nhau:

• Trong tối, phytocrom P_{660} phân bố một cách đồng dạng trong tế bào, nhưng các phân tử P_{730} sau khi tiếp nhận ánh sáng đỏ sẽ vận chuyển tới vị trí chất tiếp nhận đặc biệt của màng.

• Khi có quang chuyển đổi $P_{660} \leftrightarrow P_{730}$, những thay đổi đặc tính thấm xảy ra ở màng để cho sự vận chuyển dễ dàng các chất đồng hóa, các cation (K^+), các hoocmon (giberelin), các ATP từ mặt này tới mặt kia của màng.

+ Phytocrom và enzym:

Phytocrom hay phytocrom - enzym có thể tác động như enzym trong trao đổi chất tế bào mà hoạt động của chúng liên quan với sự chiếu sáng. *Ví dụ* enzym phenylalanin - amoniac - lyaza (PAL) của bao lá mầm cây mù tạc có thể chuyển đổi phenylalanin của axit xinamic, là tiền chất của nhiều hợp chất phenol, flavonoit, antoxyan, cũng như lignin, cumarin.

Vai trò của phytocrom có liên quan đến các enzym khi được hoạt hóa bởi ánh sáng (ngoài PAL, là RuDP cacboxylaza, PEP cacboxylaza, enzym malic và malat dehydrogenaza, NAD kinaza) hay kìm hãm (lypooxygenaza).

+ Phytocrom và vận động của cây:

Nhiều cử động của cơ quan và cơ thể thực vật là do ảnh hưởng của ánh sáng thông qua phytocrom.

• Các quang cảm ứng (như là hiện tượng gập lá của lá và lá chét cây họ đậu), với sự thay đổi tính thấm đã gây nên sự hạ thấp sức trương của các "động cơ gối" khớp. Sự co cụp các lá chét do P_{730} (hay do va chạm). Trạng thái và vị trí thức dậy của lá do tác động của một sắc tố nhạy cảm với ánh sáng xanh da trời.

• Hiện tượng quay và chuyển vòng của lục lạp ở tảo diễn ra khi ánh sáng yếu, chúng xếp thẳng góc với tia sáng, trong khi đó sự phân bố lại các lục lạp ở cây bậc cao hình như được điều khiển bởi ánh sáng xanh da trời.

• Hiện tượng mở đóng lỗ khí cũng như quang hướng động là các quá trình sinh học mẫn cảm với ánh sáng được phytocrom điều khiển.

Phytocrom thay đổi tuỳ thuộc vào chất lượng ánh sáng (tỷ lệ giữa ánh sáng xanh da trời và đỏ thay đổi theo vị trí mặt trời trong ngày). Trong bóng tối, dưới tán lá, lá cây hấp thụ nhiều ánh sáng đỏ hơn ánh sáng đỏ xa.

• Phytocrom có vai trò trong giải phóng khí CO_2 sinh trưởng, vận động của lá và thân.

• Phytocrom tác động từng phần trong sự chuyển hóa ánh sáng khi ánh sáng yếu. Như vậy trong điều kiện tự nhiên, ánh trăng có thể tham dự làm chuyển đổi các phản ứng diễn ra trong cây.

– Vai trò quan trọng của phytocrom trong công nghệ sinh học:

+ Sự hiểu biết về phytocrom cho phép áp dụng nó vào nghề trồng hoa trong nhà kính. Phần lớn các cây hoa *Chrysanthenum* (Cúc) là các cây ngày ngắn mới nở hoa. Sau thời gian sinh trưởng dinh dưỡng ở ngày dài, sự nở hoa được thực hiện trong vài tuần ở điều kiện ngày ngắn.

Đáp ứng nhu cầu thường xuyên suốt năm về hoa cúc, ta có thể thực hiện cho nở hoa ngay trong điều kiện ngày dài, nếu ta sử dụng tác động hạn chế của ánh sáng thông qua phytocrom, bằng cách dùng những biện pháp hóa học. *Ví dụ* về mùa hè, sự nở hoa có thể thực hiện bằng cách dùng một màn phản chiếu để tạo các đêm nhân tạo.

Ngược lại, trong điều kiện ngày ngắn, muốn tránh sự ra hoa sớm của cây ở các giai đoạn còn non trẻ, ta dùng sự chiếu sáng nhân tạo để "giả vờ" ngày dài (một hệ thống chiếu sáng quay vòng).

Dùng tia đỏ xa (IR) kích thích sự ra hoa ở cây *Kalanchoe blossfeldiana* (loại thuốc bông) loại cây ngày ngắn: nếu chiếu sáng dài không ra hoa, nhưng nếu bổ sung 1 phút ánh sáng đỏ xa cây sẽ ra hoa.

+ Trong nông nghiệp, ta có thể tạo ảnh hưởng của khí hậu, trên cơ sở của quang chu kỳ ở một vùng nào đó. Tất cả sự sinh trưởng của cây được quy định bằng một chế độ ánh sáng có vai trò phytocrom. Người ta áp dụng chiếu sáng nhân tạo cho nghề trồng rau và trồng giống cây rừng.

Thực hiện sự ra hoa của cây trồng ở ngoài đồng ruộng, vườn rau màu, vườn hoa,v.v... dùng "tia laser helium - neon" có lợi thế là tạo nên các tia sáng ngắn và mạnh (632,8nm) chỉ trong vài giây có thể chuyển $P_{660} \rightarrow P_{730}$ để cây ra hoa theo mong muốn của nhà sản xuất. Nền "nông nghiệp laser" có ứng dụng tốt với tác động nhanh và hiệu quả định hướng cũng được ứng dụng để tác động vào chồi ngủ của cây ăn quả.

+ Một hướng đi của quang sinh học (sinh học ánh sáng) với sự nghiên cứu sinh lý của sự phát triển, rất cần thiết cung cấp đầy đủ mọi nhân tố dinh

dưỡng (dinh dưỡng khoáng, thành phần và dinh dưỡng khí) cùng nhân tố môi trường thích hợp cho cây (nhiệt độ đất và không khí, độ ẩm, chuyển đổi không khí và ánh sáng (cường độ, chất lượng, độ dài chiếu sáng, chất lượng của đèn chiếu sáng). Các đèn tungsten và ánh sáng huỳnh quang, các loại đèn cao áp, v.v... đều có ý nghĩa cho nền sinh học sử dụng ánh sáng (hay quang hợp nhân tạo). Kỹ thuật sử dụng tổ hợp tất cả các nhân tố trong các phòng thí nghiệm, các nhà vườn trồng cây nhân tạo (các phytotron) đã trở thành các biện pháp hữu hiệu đạt kết quả cao của công nghệ tế bào thực vật.

5.5. CÁC NHÂN TỐ ẢNH HƯỞNG ĐẾN SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN

Các điều kiện tự nhiên và biện pháp canh tác là những yếu tố bên ngoài chi phối tới quá trình sinh trưởng và phát triển của thực vật.

5.5.1. Nước (độ ẩm): Nước là yếu tố tác động lên hầu hết các giai đoạn như nảy mầm, ra hoa, tạo quả và hoạt động hướng nước của cây. Nước là nguyên liệu của trao đổi chất ở cây.

5.5.2. Nhiệt độ: Nhiệt độ là yếu tố môi trường quan trọng đối với thực vật. Nhiệt độ có vai trò quyết định trong giai đoạn nảy mầm của hạt, hình thành chồi. Nhiệt độ tối ưu cho sự sinh trưởng của thực vật là khoảng 25 - 35^{0}C, tối thiểu là 5 - 15^{0}C và tối đa là 45 - 50^{0}C.

5.5.3. Ánh sáng: Ánh sáng ảnh hưởng đến sự tạo lá, rễ, sự hình thành chồi, hoa, sự rụng lá và quy định tính chất cây ngắn ngày hay cây dài ngày, cây ưa sáng hay ưa bóng.

5.5.4. Phân bón: Đây là nguồn cung cấp nguyên liệu để hình thành các cấu trúc tế bào và các chất cần thiết cho các quá trình trình sinh lý diễn ra trong cây.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Sinh trưởng và phát triển khác nhau ở những điểm nào?
2. Nêu các giai đoạn phát triển phôi ở thực vật.
3. Nêu các điều kiện cho sự nảy mầm của hạt và quá trình nảy mầm.
4. Vẽ sơ đồ phân hóa của mô phân sinh ngọn ở thân cây.
5. Phân biệt sinh trưởng sơ cấp và sinh trưởng thứ cấp.
6. Làm bảng liệt kê các hoocmon thực vật về vị trí sản sinh và chức năng của chúng.
7. Nêu vai trò của phytocrom trong sự ra hoa ở thực vật.
8. Liệt kê các nhân tố gây ảnh hưởng đến sinh trưởng và phát triển ở thực vật.

Chương 6

SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN Ở ĐỘNG VẬT

Mục tiêu:

– Trình bày được các giai đoạn phát triển phôi và hậu phôi ở động vật.

– So sánh được các đặc điểm của sinh trưởng và phát triển không biến thái, có biến thái, biến thái hoàn toàn và biến thái không hoàn toàn.

– Liệt kê được các nhân tố ảnh hưởng đến sinh trưởng và phát triển ở động vật.

– Trình bày được ảnh hưởng của hoocmon lên sinh trưởng và phát triển ở động vật.

– Biết áp dụng các biện pháp cải thiện dân số và kế hoạch hóa gia đình.

6.1. MỐI QUAN HỆ GIỮA SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN Ở ĐỘNG VẬT

Cơ thể động vật được hình thành do kết quả của quá trình sinh trưởng và phát triển của hợp tử theo thời gian. Quá trình sinh trưởng và phát triển của động vật gồm nhiều giai đoạn kế tiếp nhau dài hoặc ngắn, đơn giản hay phức tạp tuỳ thuộc vào loài động vật và tuỳ thuộc vào điều kiện sống của chúng.

6.1.1. Khái niệm về sinh trưởng

Sự sinh trưởng là sự gia tăng kích thước cũng như khối lượng cơ thể động vật (cả ở mức độ tế bào, mô, cơ quan và toàn bộ cơ thể) theo thời gian. *Ví dụ*: Sự tổng hợp và tích luỹ chất làm tế bào tăng kích thước; sự phân bào làm tăng số lượng tế bào và tăng kích thước mô, kích thước cơ quan làm cho cơ quan và cơ thể lớn lên.

Tốc độ sinh trưởng của các mô, cơ quan khác nhau trong cơ thể diễn ra không giống nhau. *Ví dụ*: Ở người, thân và chân, tay sinh trưởng nhanh hơn so với đầu; đầu của thai nhi 2 - 3 tháng tuổi dài bằng 1/2 cơ thể, đến 5 tháng tuổi bằng 1/3, khi sinh bằng 1/4 và đến tuổi 16 - 18 chỉ còn bằng 1/7 cơ thể.

Tốc độ sinh trưởng của động vật là chỉ tiêu quan trọng trong nghề chăn nuôi.

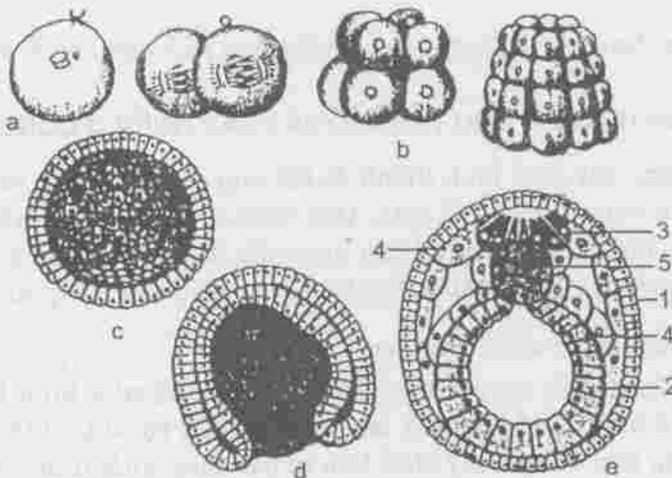
6.1.2. Khái niệm về phát triển

Khác với sự sinh trưởng, sự phát triển của động vật là sự biến đổi theo

thời gian về hình thái và sinh lý của các tế bào, mô, cơ quan và cơ thể từ hợp tử thành cơ thể trưởng thành (là giai đoạn cơ thể phát dục, có khả năng sinh sản). *Ví dụ* ở người, hợp tử qua 8 ngày phát triển thành phôi vị làm tổ trong dạ con người mẹ với các lớp tế bào khác nhau, sau đó phát triển thành phôi thần kinh với mầm các cơ quan và qua 9 tháng 10 ngày hình thành em bé với tất cả các cơ quan, đến tuổi dậy thì (13 - 14 tuổi) hình thành cơ thể trưởng thành có khả năng sinh sản.

Người ta phân biệt hai giai đoạn phát triển chính là: *giai đoạn phôi* và *giai đoạn hậu phôi.*

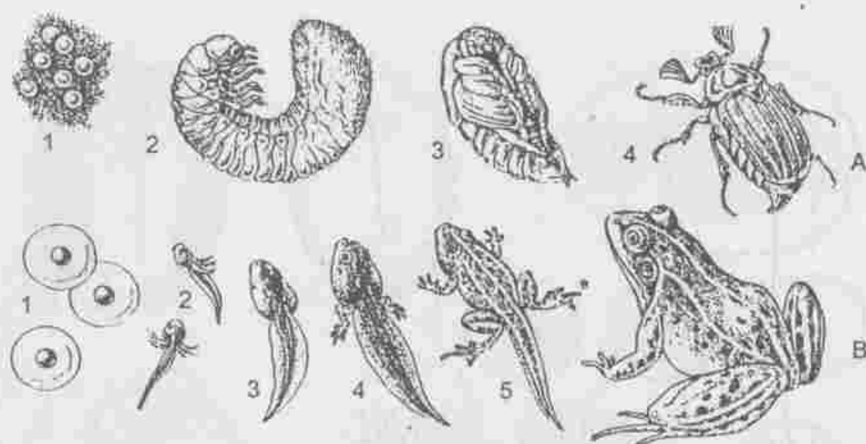
a) Giai đoạn phôi gồm nhiều giai đoạn kế tiếp nhau: giai đoạn *phân cắt trứng* (trứng phân chia tạo nên phôi gồm nhiều tế bào giống nhau), giai đoạn *phôi nang* (phôi gồm lớp tế bào bao quanh xoang trung tâm), giai đoạn *phôi vị* (phôi gồm 2 - 3 lá phôi có nhiều tế bào khác nhau), giai đoạn *mầm cơ quan* (phôi gồm nhiều tế bào biệt hóa khác nhau tạo nên các mô khác nhau là mầm của các cơ quan) (hình 6.1).



Hình 6.1. Sơ đồ các giai đoạn phát triển phôi
a) Hợp tử; b) Phân cắt; c) Phôi nang; d) Phôi vị; e) Mầm cơ quan.
1. Ngoại bì (mầm biểu bì da); 2. Nội bì (mầm ruột); 3. Mầm thần kinh;
4. Trung bì (mầm cơ, xương...); 5. Mầm dây sống

b) Giai đoạn hậu phôi cũng bao gồm nhiều giai đoạn kế tiếp nhau. Tuỳ theo sự khác biệt trong sự biến đổi con non thành con trưởng thành người ta phân biệt hai kiểu phát triển: phát triển *không qua biến thái*, trong đó con non mới nở đã giống con trưởng thành (gà và động vật có vú); phát triển *qua biến thái*, trong đó con non mới nở (được gọi là ấu trùng) chưa giống con

trưởng thành mà phải trải qua nhiều sự biến đổi về hình thái và sinh lý mới đạt được cơ thể trưởng thành (động vật chân khớp và ếch nhái) (hình 6.2).



Hình 6.2. **Sơ đồ sự phát triển hậu phôi**
A - Bọ cánh cứng: 1. Trứng; 2. Sâu; 3. Nhộng; 4. Bọ trưởng thành.
B - Ếch: 1. Trứng; 2 - 3. Nòng nọc; 4 - 5. Nòng nọc đang biến thái thành ếch

6.1.3. Mối quan hệ giữa sinh trưởng và phát triển

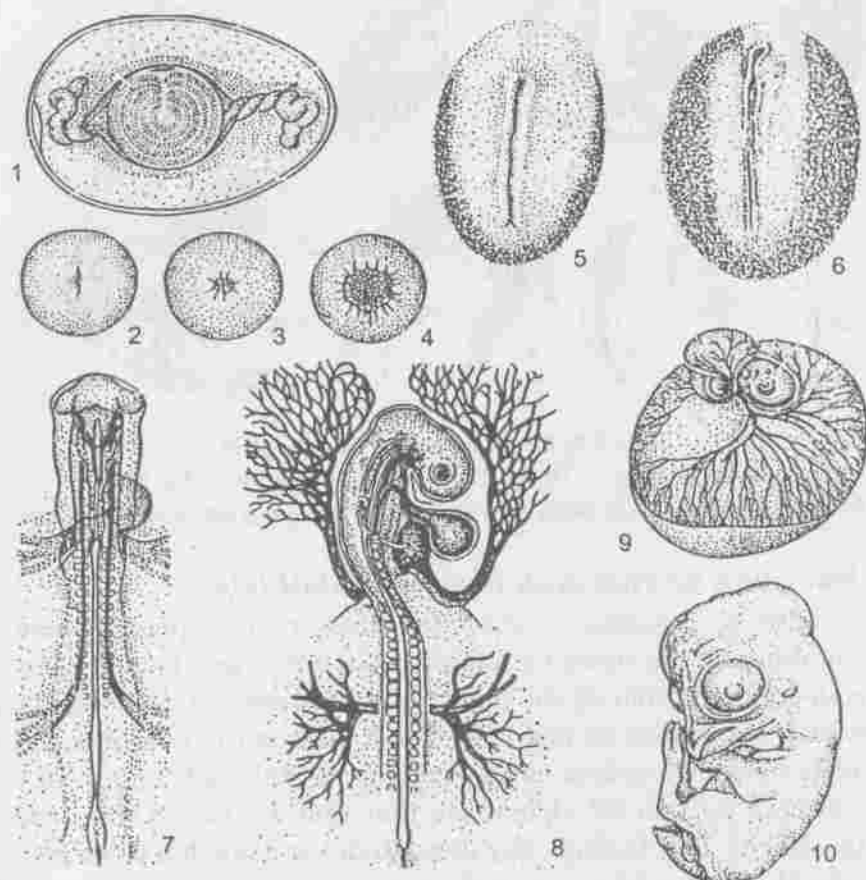
Quá trình sinh trưởng và quá trình phát triển có quan hệ mật thiết với nhau, đan xen lẫn nhau và luôn liên quan đến môi trường sống. Quá trình sinh trưởng là tiền đề cho quá trình phát triển. *Ví dụ* nòng nọc phải lớn đạt kích thước nào đó mới biến thành ếch, cơ thể ếch phải đạt kích thước nhất định mới có khả năng phát dục và sinh sản, ngược lại cơ thể trước tuổi phát dục lớn rất nhanh, sau tuổi phát dục tốc độ sinh trưởng sẽ chậm lại. Tốc độ sinh trưởng cũng diễn ra không đồng đều ở các giai đoạn phát triển khác nhau. *Ví dụ*: ở người sinh trưởng nhanh nhất khi thai nhi đạt 4 tháng tuổi và ở tuổi dậy thì. Sinh trưởng tối đa của cơ thể đạt ở tuổi trưởng thành và tuỳ thuộc vào mỗi loài động vật. *Ví dụ*: thạch sùng dài khoảng 10cm; trăn dài tới 10m; gà Ri đạt khối lượng 1,5kg, còn gà Hồ có khối lượng tới 3 - 4kg.

6.2. SỰ SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN KHÔNG QUA BIẾN THÁI

Sự sinh trưởng và phát triển không qua biến thái có ở một số động vật không xương sống và đa số động vật có xương sống (cá, chim, bò sát, động vật có vú và con người).

Quan sát sự sinh trưởng và phát triển của gà, bao gồm giai đoạn phát triển phôi (từ hợp tử đến gà con trong trứng) và giai đoạn hậu phôi (gà con mới nở đến gà trưởng thành sinh dục: gà trống hoặc mái) chúng ta thấy gà

con mới nở giống gà trưởng thành về cấu tạo cơ thể, chỉ khác là có kích thước bé hơn (hình 6.3).



Hình 6.3. **Các giai đoạn phát triển không qua biến thái ở gà**
1. Trứng gà; 2 - 3 - 4. Đĩa phôi đang phân cắt; 5 - 6. Hình thành các lá phôi; 7 - 8. Hình thành mầm cơ quan; 9 - 10. Hình thành cơ quan ở gà con

6.3. SỰ SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN QUA BIẾN THÁI

6.3.1. Sự sinh trưởng và phát triển qua biến thái ở ếch nhái

Sự phát triển của ếch qua biến thái từ ấu trùng (nòng nọc sống trong nước, có mang ngoài để hô hấp và có đuôi để bơi) thành ếch sống trên cạn có phổi để hô hấp và có 4 chân để nhảy (hình 6.2B). Sự biến đổi nòng nọc thành ếch là một quá trình biến đổi ở mức độ phân tử, tế bào, mô và cơ quan, đòi hỏi có các nhân tố tác động mà quan trọng nhất là tác động của hoocmon tuyến giáp. Nếu ta đem cắt bỏ tuyến giáp của nòng nọc thì nòng

nọc không biến đổi thành ếch, còn nếu cho thêm hoocmon tuyến giáp vào nước thì những con nòng nọc nhanh chóng biến thành những con ếch bé tí xíu chỉ bằng con ruồi.

So sánh sai khác giữa nòng nọc và ếch về hình thái và lối sống để thấy rõ sự biến thái từ nòng nọc thành ếch. Nòng nọc sống ở nước, có đuôi để bơi, có mang ngoài để thở trong nước. Nòng nọc mất đuôi, mang ngoài, phát triển phổi, mọc chi và biến thành ếch sống trên cạn.

6.3.2. Sự sinh trưởng và phát triển qua biến thái ở chân khớp

Sự phát triển qua biến thái của bọ cánh cứng, bướm, ruồi, muỗi, v.v... trải qua giai đoạn con non hoàn toàn khác con trưởng thành (giai đoạn sâu và nhộng ở cánh cứng (hình 6.2A), ở bướm; giai đoạn dòi và nhộng ở ruồi; giai đoạn cung quăng ở muỗi, v.v...) được gọi là sự *biến thái hoàn toàn*. Đối với một số chân khớp như châu chấu, tôm cua, ve sầu, v.v... thì giai đoạn ấu trùng giống con trưởng thành nhưng để trở thành cơ thể trưởng thành chúng phải trải qua nhiều lần *lột xác*. Sự phát triển của chúng thuộc kiểu *biến thái không hoàn toàn*.

Sự phát triển qua biến thái ở chân khớp cũng được điều chỉnh bởi hoocmon biến thái (ecdison) và hoocmon lột xác (juvenin).

Sự phát triển qua biến thái mang tính thích nghi để duy trì sự tồn tại của loài đối với điều kiện khác nhau của môi trường sống. Sâu bướm có bộ hàm thích nghi ăn lá cây, còn bướm có bộ vòi thích nghi hút nhựa, mật hoa. Sâu là giai đoạn dinh dưỡng để tích luỹ chất cần cho sự biến thái thành bướm, bướm là giai đoạn trưởng thành sinh dục đẻ trứng để duy trì thế hệ của loài.

6.4. ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC YẾU TỐ BÊN TRONG

Sự sinh trưởng và phát triển ở động vật chịu ảnh hưởng tác động của nhiều yếu tố, trong đó có yếu tố bên trong cơ thể (đặc tính di truyền hay đặc điểm loài, giới tính, hoocmon, v.v...) và yếu tố của môi trường sống (như thức ăn, khí hậu, nơi ở, v.v...).

6.4.1. Tính di truyền

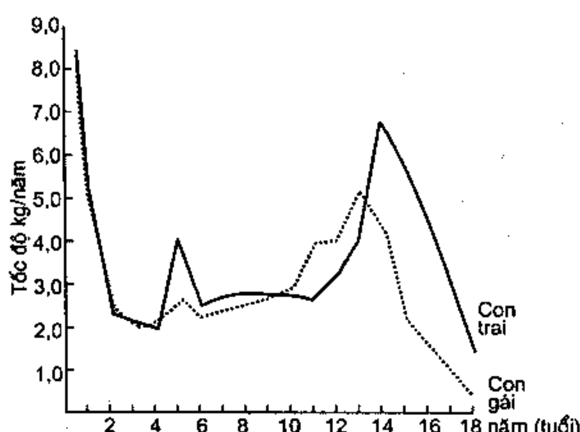
Mỗi cá thể động vật đều có những đặc điểm về sinh trưởng và phát triển đặc trưng cho loài, do tính di truyền quyết định. Hai đặc điểm dễ thấy nhất là tốc độ lớn và giới hạn lớn (giới hạn về kích thước và giới hạn về thời gian).

Người ta đã phát hiện được hệ thống gen chịu trách nhiệm điều khiển sự sinh trưởng và phát triển của động vật. Bệnh già trước tuổi (bệnh nhân đã biểu hiện già ở tuổi thiếu nhi) là do sai lệch trong hệ gen.

6.4.2. Giới tính

Trong cùng một loài, sự sinh trưởng và phát triển của con đực và con cái có thể khác nhau. Thường thì con cái có tốc độ lớn nhanh hơn và sống lâu hơn.

Ví dụ: Mối chúa lớn rất nhanh, cơ thể dài gấp đôi và nặng gấp 10 lần so với mối đực. Chúng có thể đẻ 6000 trứng mỗi ngày. Mối lính và mối thợ thì rất bé và không có khả năng sinh sản. Ở người con trai và con gái tốc độ sinh trưởng cũng không giống nhau (hình 6.4).



Hình 6.4. **Tốc độ sinh trưởng ở người**

6.4.3. Các hoocmon sinh trưởng và phát triển

Điều hoà sự phát triển phôi và đặc biệt là hậu phôi có hàng loạt hoocmon phối hợp tác động như các hoocmon biến thái (ecdison, juvenin, tiroxyn,...), các hoocmon kích dục điều hoà sự chín trứng và rụng trứng (FSH, LH), các hoocmon sinh dục điều hoà sự dậy thì, sự động dục, sự mang thai (testosteron, estrogen, progesteron, v.v...).

a) Hoocmon điều hòa sinh trưởng

Các hoocmon quan trọng nhất trong sự điều hoà sinh trưởng ở người là *hoocmon sinh trưởng* (GH) và *tiroxyn*.

– Hoocmon sinh trưởng được tiết ra từ thuỳ trước tuyến yên và có tác dụng tăng cường quá trình tổng hợp protein trong tế bào, mô và cơ quan, do đó tăng cường quá trình sinh trưởng của cơ thể, nhưng hiệu quả sinh trưởng còn phụ thuộc vào loại mô và giai đoạn phát triển của chúng. *Ví dụ*: GH làm cho xương trẻ em dài ra, nhưng đối với xương của người lớn nó không có tác dụng. Đối với người lớn, tăng tiết GH sẽ sinh ra bệnh to đầu xương chi.

– Hoocmon tiroxyn: được sản sinh ra từ tuyến giáp, tác dụng làm tăng tốc độ chuyển hóa cơ bản, do đó tăng cường sinh trưởng. Ở trẻ em nếu thiếu tiroxyn sẽ làm cho xương và mô thần kinh sinh trưởng không bình thường và do đó có thể gây ra bệnh đần độn. Đối với người lớn, tiroxyn không có tác dụng như vậy vì xương và hệ thần kinh đã sinh trưởng đầy đủ. Sản sinh tiroxyn bị rối loạn thường dẫn đến các bệnh như bệnh nhược giáp (thiếu tiroxyn) là do chuyển hóa cơ bản thấp dẫn đến nhịp tim chậm, huyết áp cao, kèm theo phù viêm. Trái lại trong bệnh cường giáp (quá nhiều tiroxyn) chuyển hóa cơ bản tăng cao dẫn đến nhịp tim nhanh, huyết áp thấp, gầy sút

cân, kèm theo là mắt lồi, bướu tuyến giáp (cần phân biệt với bệnh bướu tuyến giáp không kèm mắt lồi là do thiếu iot trong chế độ ăn).

b) Hoocmon điều hoà sự phát triển

– Điều hoà sự biến thái:

Sự phát triển biến thái ở sâu bọ thường được điều hoà bởi hai loại hoocmon là *ecdison* và *juvenin* được tiết ra từ tuyến ngực.

Tuỳ theo mức độ tác động khác nhau của hai loại hoocmon này mà sâu bọ có kiểu biến thái hoàn toàn (bướm) hoặc kiểu biến thái không hoàn toàn (châu chấu).

– Điều hoà sự tạo thành các tính trạng sinh dục thứ sinh:

Động vật cũng như con người ở giai đoạn trưởng thành sinh dục của con đực và con cái khác nhau không chỉ về cơ quan sinh dục (con đực có tinh hoàn, con cái có buồng trứng) mà còn khác nhau về nhiều đặc điểm hình thái và sinh lý, được gọi là tính trạng sinh dục thứ sinh. *Ví dụ*: Hươu đực có sừng, sư tử đực có bờm; đàn ông có râu, giọng nói trầm, cơ phát triển, v.v...

Các tính trạng sinh dục thứ sinh được điều hoà bởi hai loại hoocmon sinh dục là *estrogen* (hoocmon sinh dục cái do buồng trứng tiết ra có tác dụng điều hoà phát triển các tính trạng sinh dục cái) và *testosteron* (hoocmon sinh dục đực do tinh hoàn tiết ra có tác dụng điều hoà phát triển các tính trạng sinh dục đực).

– Điều hoà chu kỳ kinh nguyệt:

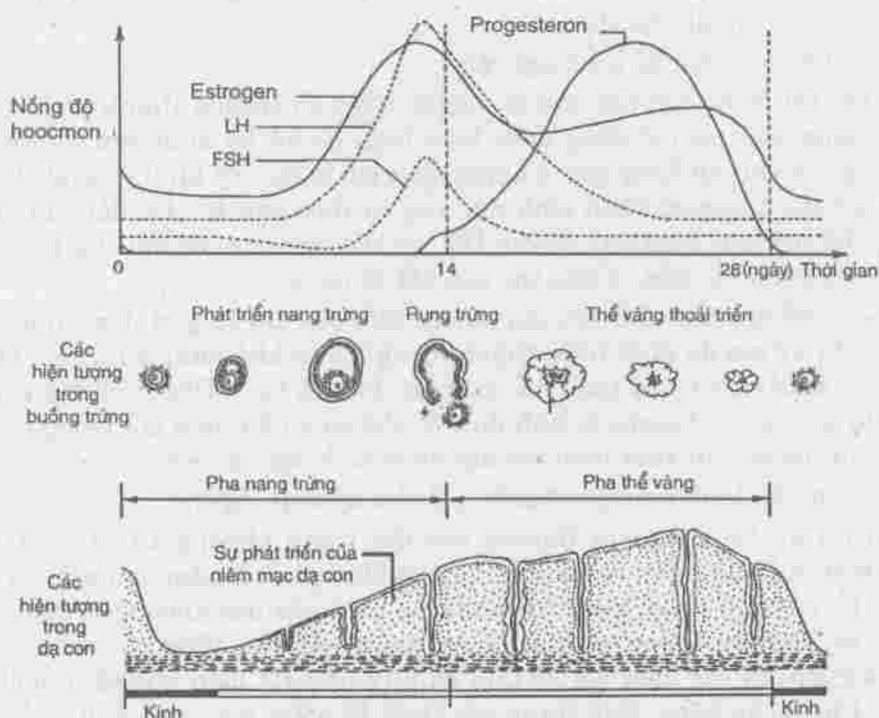
Đối với động vật bậc cao và người đến tuổi trưởng thành sinh dục thì khả năng sinh sản thường được biểu hiện ở chu kỳ sinh sản (ở động vật được gọi là chu kỳ động dục, ở người được gọi là chu kỳ kinh nguyệt) là do có sự biến đổi trong cơ quan sinh dục xảy ra theo chu kỳ. Độ dài của chu kỳ thay đổi tuỳ loài động vật. *Ví dụ*: Đối với chó một năm có hai chu kỳ, đối với con người chu kỳ diễn ra liên tục kéo dài 28 ngày.

+ Tuổi dậy thì: Đối với con người, tuổi dậy thì là giai đoạn phát triển trong đó trẻ em đã phát triển thành người lớn có khả năng sinh sản. Đối với nữ vào khoảng 13 - 14 tuổi, đối với nam 14 - 15 tuổi. Đến tuổi dậy thì dưới tác dụng của các hoocmon sinh dục, cơ thể có nhiều biến đổi trong cơ quan sinh dục cũng như xuất hiện các đặc điểm sinh dục thứ sinh.

+ Chu kỳ kinh nguyệt và điều hoà chu kỳ kinh nguyệt:

Chu kỳ kinh nguyệt thường kéo dài trong khoảng từ 21 - 31 ngày, trung bình là 28 ngày và khi bắt đầu có kinh phải 3 năm sau mới ổn định. Thời kỳ có kinh (máu xuất từ thành dạ con) kéo dài khoảng 5 ngày. Thời gian có kinh và lượng máu xuất ra tuỳ thuộc vào từng cá nhân, nhưng thường gây ra các biến đổi về tâm sinh lý như rối loạn xúc cảm, mệt mỏi, v.v... Chế độ ăn uống, tình trạng sức khoẻ, lối sống, v.v... gây ảnh hưởng đến chu kỳ kinh nguyệt không đều hoặc tắt kinh, do đó có thể ảnh hưởng xấu đến sức khoẻ và chức năng sinh sản.

Nhiều loại hoocmon gây tác động đến chu kỳ kinh nguyệt. Sơ đồ hình 6.5 cho thấy *hoocmon kích nang trứng* (FSH) và *hoocmon tạo thể vàng* (LH) do tuyến yên tiết ra phối hợp với hoocmon *estrogen* có tác động kích thích phát triển nang trứng và gây rụng trứng xảy ra trong 14 ngày đầu của chu kỳ kinh nguyệt. Trứng được giải phóng khỏi nang trứng vào khoảng ngày thứ 14 và nang trứng biến thành thể vàng. Thể vàng tiết ra hoocmon progesteron, progesteron phối hợp với estrogen có tác dụng ức chế sự tiết ra FSH và LH của tuyến yên. Nếu như trứng không được thụ tinh thì thể vàng teo đi trong vòng 10 ngày kể từ sau khi trứng rụng và chu kỳ kinh nguyệt lại được lặp lại. Đồng thời với sự biến đổi trong buồng trứng thì trong dạ con cũng diễn ra nhiều biến đổi. Dưới tác động của progesteron và estrogen, niêm mạc dạ con dày, phồng lên tích đầy máu trong mạch chuẩn bị cho sự làm tổ của phôi trong dạ con. Trong trường hợp trứng không được thụ tinh sẽ không có phôi làm tổ thì niêm mạc dạ con bị bong đi và máu được bài xuất ra ngoài, gây nên hiện tượng có kinh (xảy ra từ ngày thứ nhất đến ngày thứ năm kể từ đầu chu kỳ). Trường hợp có phôi làm tổ, nhau thai sẽ được hình thành và sẽ tiết ra *hoocmon kích dục nhau thai* (HCG) có tác dụng duy trì thể vàng tiết ra progesteron, do đó trong thời kỳ mang thai không có trứng chín và rụng trứng.



Hình 6.5. **Sơ đồ các hiện tượng trong chu kỳ kinh nguyệt**

6.4.4. Tuổi dậy thì. Tránh thai và bệnh tật

Dậy thì đến ở tuổi nào? Các nhà y học cho rằng đối với nữ tuổi dậy thì được tính kể từ khi xuất hiện kinh nguyệt lần đầu tiên (khoảng 13 - 14 tuổi), còn đối với nam kể từ khi xuất tinh lần đầu tiên (khoảng 14 - 15 tuổi). Tuổi dậy thì còn tuỳ thuộc vào dân tộc (Châu Á sớm hơn Châu Âu), nơi sinh sống (thành thị sớm hơn nông thôn), mức sống (bây giờ sớm hơn so với trước đây).

Theo điều tra của Viện Khoa học Giáo dục Việt nam (VIE88/PO9) năm 1990 thì tuổi dậy thì đối với nữ: năm 1967 ở thành phố là 15,6 tuổi, ở nông thôn là 16,22 tuổi; năm 1988 ở thành phố là 13,1 tuổi và ở nông thôn là 14,5 tuổi.

Cá biệt do sự phát triển sớm hoặc chậm của hệ hoocmon sinh dục tuổi dậy thì có thể đến sớm hơn hoặc muộn hơn bình thường. Trong trường hợp này nếu có sự rối loạn trong phát triển cơ thể hoặc tâm sinh lý thì cần đề phòng trường hợp bệnh tật.

Đến tuổi dậy thì, cơ thể nam cũng như nữ có những thay đổi gì? (bảng 6.1).

Bảng 6.1. Sự biến đổi cơ thể trong giai đoạn dậy thì

Nam	Nữ
Tinh hoàn, dương vật to ra	Buồng trứng, dạ con, âm hộ to ra
Bắt đầu sản sinh tinh trùng	Bắt đầu rụng trứng, có kinh nguyệt
Mọc lông nách, mọc lông mu, mọc râu	Mọc lông nách, mọc lông mu
Thanh quản nở rộng, giọng trầm	Vú phát triển, mông to ra, giọng thanh
Thay đổi về tâm, sinh lý	Thay đổi về tâm, sinh lý

Vậy đến tuổi dậy thì các em có những biến đổi gì về tâm sinh lý làm cho các em vừa là "trẻ con" vừa là "người lớn"?

a) Sự phát triển đối lập nhưng thống nhất

Do tác động mạnh của hoocmon, cơ thể phát triển mạnh, nhanh nhưng chưa được hài hoà giữa các cơ quan, bộ phận. Cơ tim phát triển đột xuất, tim hoạt động mạnh nhanh nhưng vẫn có thể thiếu máu cục bộ gây nên chóng mặt, nhức đầu, mệt mỏi. Sự hưng phấn của vỏ não nhiều khi quá mức không được ức chế gây cho các em không tự làm chủ được mình, biểu hiện ở tính cách bất thường, khi thì trầm ngâm, khi thì xúc cảm mãnh liệt (ở nữ), hoặc có phản ứng vô cớ, có hành vi bạo lực (ở nam). Các em còn trẻ con hồn nhiên nhưng đã bắt đầu có ý thức về "cái tôi" muốn tự khẳng định mình, khẳng định nhân cách của mình. Bản thân các em, nhà trường cũng như gia đình cần quan tâm để hướng các em phát triển nhân cách đúng hướng, tránh được các sai lệch không đáng có.

b) Sự hình thành giới tính

Dưới sự tác động của hoocmon sinh dục, các đặc điểm giới tính nam nữ được hình thành cả về mặt hình thái cơ thể cũng như về tâm sinh lý. Các cảm xúc giới tính được hình thành. Đó là sự xúc cảm trước bạn khác giới, nhu cầu đòi hỏi tình dục theo bản năng, nhưng nhiều khi lại muốn che đậy bằng sự e thẹn ngượng ngùng. Bản thân các em phải tự tìm hiểu mình để tự điều chỉnh cuộc sống để sống lành mạnh, nhằm mục đích học tập tốt, rèn luyện tốt, tránh sa ngã trong tình yêu, tình dục dễ dẫn đến phá hoại cuộc đời tốt đẹp của mình. Gia đình cũng như nhà trường và xã hội cần có biện pháp giáo dục thích hợp để giúp đỡ các em.

c) Khả năng sinh sản

Đến tuổi dậy thì, tức là tuổi có khả năng sinh sản nhưng cơ thể các em vẫn ở vào tuổi vị thành niên, nghĩa là chưa chín muồi về sinh dục, chưa ổn định về mặt tâm sinh lý và chưa đủ hiểu biết để làm bố và làm mẹ, vì vậy cần có giáo dục về giới tính, về vệ sinh kinh nguyệt, về hôn nhân gia đình, về tránh thai, v.v... tạo điều kiện cho các em vượt qua được giai đoạn khủng hoảng của tuổi dậy thì, để trở thành người lớn với đúng nghĩa của nó.

6.5. ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC YẾU TỐ BÊN NGOÀI

6.5.1. Yếu tố thức ăn

Thức ăn là yếu tố quan trọng gây ảnh hưởng đến tốc độ sinh trưởng và phát triển của động vật qua các giai đoạn.

Nuôi lợn thịt ở giai đoạn cai sữa, nếu tăng hàm lượng lizin trong khẩu phần ăn từ 0,45% lên 0,85%, lợn sẽ lớn nhanh hơn (tăng trọng từ 80g/ngày lên 210 g/ngày, tăng gần 3 lần). Chăn nuôi gia súc, gia cầm với thức ăn thiếu vitamin, thiếu nguyên tố vi lượng thì vật nuôi sẽ bị còi và sản lượng kém.

6.5.2. Yếu tố môi trường

Các yếu tố môi trường như lượng O_2, CO_2, nước, muối khoáng, ánh sáng, nhiệt độ, độ ẩm, v.v... đều gây ảnh hưởng đến sinh trưởng và phát triển của động vật. Nòng nọc chỉ có thể lớn và phát triển trong môi trường nước. Cá sống trong các vực nước bị ô nhiễm, nồng độ oxy ít sẽ chậm lớn, không sinh sản. Cá rô phi lớn nhanh nhất ở nhiệt độ 30°C, nếu nhiệt độ xuống quá 18°C chúng sẽ ngừng lớn và ngừng đẻ. Các chất độc hại, chất gây đột biến và gây quái thai đều có tác động làm sai lệch sự phát triển và gây nên quái thai.

6.6. KHẢ NĂNG ĐIỀU KHIỂN SỰ SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN Ở ĐỘNG VẬT VÀ NGƯỜI

6.6.1. Cải tạo vật nuôi

Động vật là nguồn thực phẩm và nguyên liệu cho đời sống con người. Từ lâu con người đã tận dụng các hiểu biết về quy luật sinh trưởng và phát triển của vật nuôi để tìm ra các biện pháp cải tạo sự sinh trưởng và phát triển của chúng, nhằm mục tiêu tạo ra những giống vật nuôi cho năng suất cao nhất, trong thời gian ngắn nhất.

a) Cải tạo giống di truyền

Bằng phương pháp lai giống kết hợp với kỹ thuật thụ tinh nhân tạo, công nghệ phôi nhằm tạo ra các giống vật nuôi có năng suất cao, thích nghi với điều kiện địa phương. *Ví dụ*: Lai lợn Ỉ với lợn ngoại tạo ra giống Ỉ lai tăng khối lượng xuất chuồng từ 40kg (Ỉ thuần) lên 100kg (Ỉ lai).

b) Cải thiện môi trường

Cải thiện môi trường sống thích hợp tối ưu cho từng giai đoạn sinh trưởng và phát triển của vật nuôi, nhằm thu được sản phẩm tối đa với chi phí tối thiểu. Như sử dụng thức ăn nhân tạo chứa đủ chất dinh dưỡng, cải tạo chuồng trại, sử dụng chất kích thích sinh trưởng, hoocmon, v.v...

6.6.2. Cải thiện dân số và kế hoạch hóa gia đình

a) Cải thiện dân số

Ngoài những biện pháp cải thiện đời sống kinh tế và văn hóa nhằm nâng cao chất lượng dân số, người ta đã áp dụng nhiều biện pháp tư vấn và kỹ thuật y, sinh học hiện đại trong công tác bảo vệ bà mẹ và trẻ em. *Ví dụ*: Phương pháp chẩn đoán sớm các sai lệch trong phát triển phôi thai, chẩn đoán thai mang bệnh di truyền, v.v... bằng kỹ thuật siêu âm, "chọc màng ối", hoặc "sinh thiết nhau thai", để phát hiện các sai lệch về hình thái (quái thai), các đột biến nhiễm sắc thể (*ví dụ* bệnh Đao).

Phương pháp thụ tinh trong ống nghiệm, sử dụng tế bào gốc, v.v... đã góp phần chữa các bệnh vô sinh, các sai lệch bệnh lý trong quá trình phát triển của trẻ sơ sinh.

b) Kế hoạch hóa gia đình

Để góp phần vào chiến lược dân số và kế hoạch hóa gia đình, dựa trên cơ sở các hiểu biết về quá trình sinh sản, người ta đã áp dụng nhiều biện pháp kiểm soát sự sinh đẻ (còn gọi là biện pháp tránh thai). Mỗi một biện pháp đều có mặt ưu điểm và nhược điểm thể hiện ở bảng sau:

Bảng 6.2. Các biện pháp tránh thai, tác động và hiệu quả

Biện pháp tránh thai	Tác động và hiệu quả
Bao cao su (codom)	Ngăn cản không cho tinh trùng xâm nhập vào dạ con. Hiệu quả: 90%
Vòng tránh thai	Ngăn cản sự làm tổ của phôi ở dạ con. Hiệu quả: 90%
Thuốc diệt tinh trùng	Diệt tinh trùng
Viên tránh thai (uống, cấy dưới da)	Ức chế rụng trứng
Phẫu thuật đình sản: – Thắt ống dẫn tinh – Thắt ống dẫn trứng	 – Ngăn cản tinh trùng vào dạ con – Ngăn cản trứng vào vòi dẫn trứng
An toàn tự nhiên: – Giai đoạn an toàn – Xuất tinh ngoài	Tránh tinh trùng gặp trứng: – Không có trứng rụng – Ngăn cản tinh trùng gặp trứng

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Quá trình phát triển ở động vật gồm những giai đoạn nào? Nêu đặc điểm của mỗi giai đoạn.

2. Nêu sự khác nhau giữa phát triển không qua biến thái và phát triển qua biến thái, biến thái hoàn toàn và không hoàn toàn.

3. Tại sao nuôi cá rô phi người ta thường thu hoạch cá sau một năm nuôi khi cá đạt khối lượng từ 1,5 - 1,8kg mà không nuôi kéo dài tới năm thứ ba khi cá có thể đạt tới khối lượng tối đa 2,5kg?

4. Sự sinh trưởng được điều hoà bởi những hoocmon nào?

5. Nếu biết người bị bệnh lùn do thiếu GH thì cần tiêm GH ở giai đoạn nào? Tại sao?

6. Sự biến thái của sâu bọ được điều hoà bởi những hoocmon nào?

7. Nếu ta đem cắt bỏ tuyến giáp của nòng nọc thì nòng nọc có biến thành ếch được không? Tại sao?

8.Tuổi dậy thì có những đặc điểm gì và do tác động của những hoocmon nào?

9. Chu kỳ kinh nguyệt được điều hoà bởi những hoocmon nào? Dựa vào sơ đồ hình 6.5 hãy chỉ ra những ngày nào trong chu kỳ kinh nguyệt là có thể thụ thai?

10. Nêu một số yếu tố của môi trường gây ảnh hưởng đến sinh trưởng và phát triển của động vật và con người.

11. Nêu các biện pháp cải tạo giống vật nuôi.

12. Nêu các biện pháp phòng tránh thai chủ yếu để bảo đảm kế hoạch hóa gia đình.

PHẦN BỐN
SỰ SINH SẢN

Chương 7

SỰ SINH SẢN Ở THỰC VẬT

Mục tiêu:

– Phân biệt được sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính. Các hình thức sinh sản vô tính ở thực vật.

– Trình bày được luân phiên thế hệ ở thực vật: rêu, dương xỉ, thực vật có hoa.

– Trình bày được quá trình phát sinh giao tử đực và giao tử cái ở thực vật.

– Phân biệt được thụ phấn và thụ tinh. Vẽ sơ đồ và mô tả quá trình thụ kinh kép.

– Nắm được các ứng dụng công nghệ giâm, chiết, ghép, công nghệ vi nhân giống cây trồng, công nghệ sản xuất các chế phẩm thực vật.

7.1. SINH SẢN VÔ TÍNH VÀ SINH SẢN HỮU TÍNH

Đặc tính sinh sản của cơ thể sống - đặc tính tự mình sinh ra cái giống mình - cũng là một trong những đặc tính cơ bản để duy trì và phát triển sự sống theo thời gian và không gian và là một trong các đặc tính chủ yếu khác biệt với vật chất vô cơ. Đồng thời sinh sản là phương thức qua đó thông tin di truyền được truyền liên tục từ thế hệ này sang thế hệ khác.

Đối với cơ thể đa bào phức tạp như thực vật và động vật cũng có hai phương thức sinh sản là sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính, trong đó sinh sản hữu tính chiếm ưu thế và có ý nghĩa sinh học to lớn.

7.1.1. Sinh sản vô tính

Phương thức sinh sản vô tính có những đặc điểm sau:

+ Chỉ có một cá thể tham gia.

+ Cơ cấu di truyền không thay đổi qua thế hệ vì không có sự tổ hợp lại hệ gen.

+ Dựa trên sự phân bào nguyên nhiễm.

Ví dụ từ thân của một cây rau muống đem giâm sẽ cho ra cây rau muống giống hệt cây mẹ về hệ gen và chúng sinh trưởng là do sự phân bào nguyên nhiễm của các mô sẵn có trong thân cây mẹ. Một con thủy tức con được tạo ra từ sự nảy chồi từ thân con thủy tức mẹ sẽ có hệ gen giống hệt mẹ và là do sự phân bào nguyên nhiễm của các mô sẵn có trong cơ thể mẹ.

Đối với cơ thể đơn bào (vi khuẩn, tảo đơn bào, động vật đơn bào, nấm đơn bào) hình thức sinh sản vô tính là phổ biến và chủ yếu, tạo cho chúng đặc tính sinh sản nhanh, phát tán nhanh, thích nghi nhanh với điều kiện sống.

Đối với cơ thể đa bào như tảo đa bào, thực vật và động vật vẫn duy trì phương thức sinh sản vô tính, nghĩa là từ một mô, cơ quan của cơ thể có thể phát triển thành cơ thể toàn vẹn. Đối với thực vật, hình thức sinh sản vô tính bằng sinh sản sinh dưỡng từ các mô soma của lá (cây sống đời, v.v...), thân (rau muống, rau má, dâu tây, v.v...), rễ củ (khoai lang), thân củ (khoai tây), v.v... là tương đối phổ biến và là phương thức sinh sản tạo điều kiện cho thực vật nhanh chóng phát tán thế hệ trong sinh cảnh thuận lợi. Phương thức sinh sản sinh dưỡng thường được sử dụng trong thực tiễn trồng cây như giâm củ, giâm cành, chiết, ghép, nhân bản vô tính nhờ nuôi cấy mô, v.v... để nhân giống nhanh và cho sản phẩm đồng đều.

a) Sinh sản sinh dưỡng tự nhiên

Trong tự nhiên, thực vật có khả năng sinh sản sinh dưỡng từ một bộ phận của cây phát triển thành cây toàn diện, như từ thân bò (dâu tây, rau má, v.v...), từ thân rễ (cỏ gấu, v.v...), từ thân củ (khoai tây, v.v...), từ rễ củ (khoai lang, v.v...), từ lá (cây sống đời, v.v...).

b) Sinh sản sinh dưỡng nhân tạo

Các nhà nông thường sử dụng phương thức sinh sản sinh dưỡng của cây trong kỹ thuật trồng trọt như: giâm (cành, lá, rễ), chiết (cành), ghép (cành, chồi).

– Giâm là cắt một đoạn cơ quan sinh dưỡng, thường là đoạn thân, đoạn cành (cây mía, cây dâu tây, cây sắn, v.v...), hoặc đoạn rễ (cây rau diếp, v.v...), một mảnh lá (cây thu hải đường, cây sống đời, v.v...) vùi cắm xuống đất ẩm, các đoạn đó sẽ ra rễ, phát triển thành cây mới. Muốn cây phát triển nhanh, cần sử dụng chất kích thích ra rễ, thường xuyên tưới nước hợp lý, v.v...

– Chiết thường được thực hiện với cành và với các cây ăn quả để rút ngắn thời gian sinh trưởng, sớm thu hoạch với chất lượng cao. Người ta chọn cây và cành khỏe mạnh không bị sâu bệnh, gọt bỏ lớp vỏ bao quanh, bọc đoạn bóc bằng đất mùn (có thêm chất kích thích ra rễ), chờ khi đoạn đó ra rễ, đem cắt rời cành và trồng vào ruộng vườn. Đối với những cây có cành thấp có thể vít cành vùi và giữ cố định trong đất một đoạn cành để đoạn đó ra rễ.

– Ghép là phương pháp nhân giống trong đó người ta sử dụng một đoạn thân, cành, chồi, lá (cành ghép) của một cây này ghép lên thân hay gốc của một cây khác (gốc ghép), sao cho phần mô tương đồng của cành ghép và gốc ghép ăn khớp và liền lại với nhau, qua đó gốc ghép sẽ nuôi cành ghép phát triển. Cành ghép và gốc ghép có thể thuộc cùng loài hoặc cùng giống. Gốc ghép và cành ghép có họ hàng thân thuộc, thường là cùng giống dễ thành công (chanh, cam, quýt, bưởi, táo, lê, mít, nhãn, v.v...). Cũng có thể ghép khác giống, khác họ (hồng gai làm gốc ghép cho nhót tây, dâu tằm hay chanh làm gốc ghép cho lê, v.v...). Điều nhà nông mong muốn là các đặc tính của gốc ghép như tính chịu mặn, chịu nóng, chịu lạnh, chống sâu bệnh, cho sản phẩm với năng suất và chất lượng cao. Có nhiều kiểu ghép như ghép áp, ghép nêm, ghép dưới vỏ, ghép mắt, ghép cửa sổ, ghép chữ T, v.v...

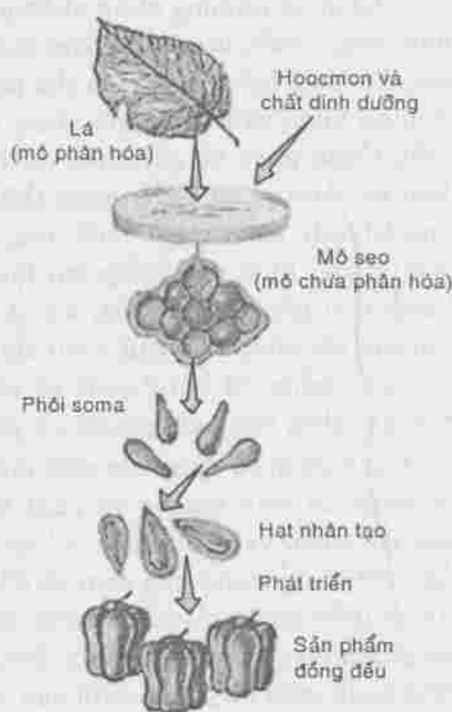
Cành ghép sử dụng các chất dinh dưỡng, các sản phẩm trao đổi chất của gốc ghép để sinh trưởng và phát triển. Không có sự lai về mặt di truyền giữa gốc ghép và cành ghép. Ghép cam với bưởi, quả cam có thể có mùi vị của bưởi là do trong quả cam có tích lũy các chất do tế bào bưởi sinh ra và vận chuyển tích lũy vào trong tế bào quả cam, chứ không phải quả cam là sản phẩm lai giữa cam và bưởi. Nếu ta sử dụng hạt cam này đem gieo, hoặc dùng cành cam này đem sinh sản sinh dưỡng bằng cách giâm cành thì các quả cam về sau không còn hương vị bưởi.

c) Nhân bản vô tính nhờ nuôi cấy mô

Để tạo nên các giống cây trồng có sản lượng cao, thích nghi với điều kiện sinh thái, các nhà trồng trọt thường sử dụng nhiều kỹ thuật tạo giống như: bằng phương pháp lai hữu tính, bằng phương pháp gây đột biến nhân tạo, bằng phương pháp đa bội thể. Để nhân giống nhanh, người ta thường sử dụng các biện pháp sinh sản dinh dưỡng (vô tính) như kỹ thuật giâm cành, chiết, ghép cành, v.v... Những biện pháp trên đây đã đem lại những thành tựu to lớn của cuộc cách mạng xanh từ những năm 60 của thế kỷ XX và đã cứu hàng trăm triệu người thoát khỏi nạn đói kém. Nhưng với sự phát triển của nền kinh tế thế giới, những công nghệ tạo giống cây trồng trên đây không đáp ứng được nhu cầu về sản lượng lương thực, thực phẩm mà nhân loại trên 6 tỷ người đòi hỏi. Công nghệ sinh học giống cây trồng đã kết hợp các công nghệ truyền thống với công nghệ sinh học hiện đại (như công nghệ nuôi cấy mô để nhân bản vô tính, lai tế bào trần, chuyển gen, v.v...) mà đại diện là *công nghệ vi nhân giống*.

Dựa trên nguyên lý các tế bào soma của cơ thể trưởng thành đều có bộ nhiễm sắc thể và hệ gen như của hợp tử và mang đủ thông tin di truyền quy định cho sự sinh trưởng và phát triển của một cơ thể mới. Các miếng mô lá, thân, hoặc rễ (đặc biệt là mô phân sinh và mô mềm) được nuôi cấy

trong môi trường thích hợp có đủ chất dinh dưỡng cần thiết với chất kích thích sinh trưởng (auxin, xytokinin, v.v...), các tế bào sẽ phát triển thành mô sẹo (callus) là mô khảm chưa phân hóa, chúng có khả năng biến đổi thành các phôi soma, từ đây sẽ phân hóa phát triển thành các bộ phận của cây và cây toàn vẹn. Các nhà công nghệ tế bào đã sử dụng phương pháp nuôi cấy tế bào thực vật và nhân bản vô tính *invitro* để sản xuất nhiều sản phẩm (hợp chất từ thực vật), các cơ quan hoặc cây toàn vẹn với nhiều đặc tính mong muốn (hình 7.1).



Hình 7.1. **Công nghệ nhân bản vô tính nhờ nuôi cấy mô thực vật**

d) Công nghệ vi nhân giống

Công nghệ vi nhân giống là công nghệ kết hợp kỹ thuật nuôi cấy tế bào, kỹ thuật lai tế bào cũng như kỹ thuật chuyển gen nhằm mục đích sản xuất cây giống có đặc điểm được dự tính, một cách nhanh, nhiều, tốt rẻ. Từ mô sẹo trong nuôi cấy *invitro* (từ tế bào thuần, hoặc tế bào lai, hoặc tế bào được chuyển gen, v.v...) sẽ tái sinh ra các chồi non, chồi non được cắt nhỏ thành nhiều đoạn, mỗi đoạn lại tái sinh thành chồi, chồi lại được cắt nhỏ, đoạn cắt lại được tái sinh, v.v... và như vậy các nhà tạo giống có thể tạo nên một "ngân hàng cây giống" theo đơn đặt hàng của thị trường. Hiện nay hàng loạt cây giống như cây lương thực, cây thực phẩm, cây dược liệu, cây hoa, cây ăn trái, cây rừng... đang được sản xuất theo quy mô công nghiệp bằng công nghệ vi nhân giống. Công nghệ vi nhân giống có ý nghĩa kinh tế cao nhất là đối với các cây sinh sản chậm (cây rừng, cây gỗ, cây ăn trái, cây dược liệu), hoặc đối với cây có giá trị đại chúng cần cung cấp số lượng cây giống rất nhiều trong thời gian ngắn như cây hoa (hoa hồng, phong lan, v.v...). Để nhân giống hoa hồng từ các đoạn thân có mắt ghép từ cây mẹ thì trong một năm tối đa người ta chỉ tạo được 20 - 50 cây con. Nhưng với kỹ thuật vi nhân giống người ta có thể tạo được 500.000 cây hoa hồng trong một năm. Hơn nữa chỉ thông qua kỹ thuật vi nhân giống mới có thể tạo được các giống cây thuần, cây lai, cây chuyển gen đồng đều về chất lượng, về tính chịu bệnh hoặc mang

các đặc tính đáp ứng thị hiếu của người tiêu dùng. *Ví dụ*, sử dụng kỹ thuật vi nhân giống kết hợp kỹ thuật chuyển gen, các nhà công nghệ sinh học đã tạo được cây hoa có hình dạng, màu sắc cánh hoa rất đặc biệt chưa hề có trong tự nhiên, có giá trị thẩm mỹ và lợi nhuận cao.

e) Công nghệ tạo cây lai soma

Trong công tác tạo giống, người ta thường sử dụng phương pháp lai hữu tính để tạo cây lai có được đặc tính di truyền của bố và mẹ. Nhưng lai hữu tính chỉ có thể thực hiện được giữa các cá thể thuộc cùng một loài, nếu lai khác loài thì cây lai thường bất thụ. Hơn nữa cây lai không phải khi nào cũng cho những đặc tính mà nhà chọn giống mong muốn, cây lai thường hay nhạy cảm với bệnh, do đó tạo giống lai hữu tính quá tốn kém và lâu dài. Công nghệ nuôi cấy tế bào và lai tế bào trần đã cho phép các nhà tạo giống tạo nên những tế bào lai khác loài, khác chi, thậm chí khác họ, bộ. Những tế bào lai này được gọi là *tế bào lai soma* (vì do 2 tế bào soma kết hợp với nhau). Từ tế bào lai sẽ tạo nên mô sẹo và sẽ tái sinh nên cây lai soma mang đặc tính di truyền của cả bố và mẹ chẳng khác gì cây lai hữu tính. Từ những năm 70 của thế kỷ XX, người ta đã tạo được tế bào lai soma từ 2 loài thuốc lá và tái sinh được cây thuốc lá lai trọn vẹn. Đặc biệt là dùng kỹ thuật lai soma để lai tế bào khoai tây với tế bào cà chua đã tạo nên cây lai "Pomat" mang đặc tính của khoai tây và của cà chua. Người ta cũng đã tạo được cây lai từ tế bào của cà rốt và mùi tây.

Hiện nay công nghệ tạo cây lai soma được thực hiện không chỉ ở thuốc lá, khoai tây, cà chua... mà cả cây ăn trái, cây lương thực (như lúa, ngô) và cả cây hoa.

g) Công nghệ nuôi cấy tế bào để sản xuất các chế phẩm sinh học

Thực vật không chỉ cung cấp cho con người lương thực và thực phẩm mà còn cung cấp các chất dược liệu quý, chất nhuộm màu, chất dùng trong công nghiệp hóa chất, v.v... (bảng 7).

Bảng 7. Các hợp chất từ thực vật

Hợp chất từ thực vật	Vai trò	Hợp chất từ thực vật	Vai trò
Terpen	Kháng vi khuẩn	Saponin	Kháng viêm
Terpenoid	Kháng ung thư	Coumarin	Cường tim
Flavonoid	Chống co thắt	Chất màu	Tạo màu
Phenylpropanoid	Tăng lực	Vitamin	Vai trò đa dạng
Amin	Diệt sâu	Enzym, protein, peptid	Vai trò đa dạng
Alcaloid	Kích thích, xoa dịu	Steroid	Vai trò đa dạng
Hợp chất cyanogen	Chất thơm	Polisaccarid	Vai trò đa dạng
Quinon	Tạo dầu thơm		

Các nhà sản xuất muốn thu nhận chế phẩm từ thực vật phải chiết xuất chúng từ các bộ phận của cây mọc trong tự nhiên, hoặc trồng trong vườn ươm bằng kỹ thuật lý hóa phức tạp, tốn kém. Các chế phẩm từ thực vật rất phức tạp nên rất khó tổng hợp nhân tạo và giá thành rất cao. Các cây dược liệu mọc ở vùng nhiệt đới và ôn đới phải vài năm đến hàng chục năm mới cho chế phẩm vì cây sinh trưởng chậm và các chất chỉ tích lũy trong các bộ phận trưởng thành của cây như lá, thân, rễ hoặc hoa. *Ví dụ*: Chất *berberin* chiết xuất từ rễ cây hoàng liên (*Coptis japonica*) ở tuổi 6 năm, chất *ginsenosid* là chất tăng dưỡng có ở rễ cây nhân sâm (*Panax ginseng*) có tuổi từ 4 - 10 năm. Muốn thu được 10g chất *vinblastin* và 1g *vincristin* để làm thuốc, nhà sản xuất phải dùng tới 10 tấn nguyên liệu thô và khô, thế nhưng lượng thuốc đó cũng chỉ để chữa cho em bé bị bệnh ung thư bạch cầu trong một tuần.

CNSH nuôi cấy tế bào kết hợp kỹ thuật chuyển gen đã giúp cho các nhà sản xuất giải quyết những khó khăn trên đây và đẩy mạnh công nghiệp sản xuất các chế phẩm sinh học cũng như các dược phẩm từ thực vật với số lượng lớn, giá thành rẻ, đáp ứng nhanh chóng và kịp thời nhu cầu thị trường dược phẩm và hóa phẩm.

Chế phẩm đầu tiên được sản xuất theo quy mô công nghiệp bằng CNSH được thực hiện ở Nhật từ năm 1983 là chất *shikonin* - chất sắc tố màu đỏ có trong cây *Lithospermum erythrorhizon*, có tác dụng kháng khuẩn, kháng viêm và kháng ung thư, đồng thời là chất phẩm màu có giá trị cao. Nhờ công nghệ nuôi cấy tế bào, năng suất sản phẩm *shikonin* đã tăng gấp 15 lần so với phương pháp chiết xuất truyền thống từ cây.

Công nghệ nuôi cấy tế bào thực vật áp dụng để sản xuất các chế phẩm sinh học gồm các công đoạn sau:

– Chọn lọc cây để lấy mô cấy phải là cây khỏe mạnh, sức sống tốt, có năng suất cao về sản phẩm cần thiết.

– Tiến hành nuôi cấy các mảnh mô từ lá, thân hoặc rễ, v.v... trong môi trường thích hợp (thường là môi trường đặc) để sản xuất các mô sẹo. Từ các khối mô sẹo sẽ được tách nhỏ ra thành nhiều mẻ cấy (qua 15 ngày nuôi cấy) được nuôi trong các điều kiện khác nhau về nhiệt độ, độ pH, thời gian chiếu sáng, nồng độ các chất hoocmon thực vật thích hợp, tạo điều kiện cho sự hình thành các dòng tế bào biệt hóa khác nhau dùng làm dòng gốc cho các mẻ nuôi cấy về sau.

– Tiến hành chọn lọc các dòng gốc có năng suất cao về chế phẩm cần sản xuất, có thể căn cứ vào màu sắc của mô cấy (nếu là chế phẩm màu) hoặc bằng kỹ thuật tinh chế và định lượng chế phẩm được sản sinh ra trong mẻ cấy.

– Tiến hành chuyển nuôi cấy sang môi trường lỏng để tăng sức sinh

trưởng của mô cấy và tăng sản lượng chế phẩm với các bình cấy dung tích lớn (250ml). Các dòng gốc có năng suất cao được chuyển sang nuôi cấy đại trà, hoặc được cất giữ lâu dài trong bình nitơ lỏng.

– Tiến hành sản xuất ở mức đại trà với quy mô nuôi cấy lớn trong các lò phản ứng sinh học (bioreactor) có hệ ổn hóa, có hệ điều chỉnh tự động về các điều kiện nuôi cấy với độ tiệt trùng cao. Các lò phản ứng có dung tích từ hàng chục đến hàng trăm mét khối.

– Cuối cùng là công đoạn chiết và tinh chế các chế phẩm cần sản xuất.

Kết hợp kỹ thuật chuyển gen, các nhà sản xuất có thể thu được các chế phẩm hoàn toàn mới không có ở thực vật (có nguồn gốc từ vi sinh vật, từ động vật hoặc con người) để làm thuốc như nuôi cấy mô cây thuốc lá để sản xuất *testosteron*, hay sử dụng nuôi cấy tế bào cây *Catharanthus roseus* để sản xuất thuốc chống viêm *pericin*. Sản xuất các chế phẩm sinh học bằng CNSH đã đem lại lợi nhuận to lớn cho các công ty vì vậy mà các công ty dược phẩm xuyên quốc gia đã bỏ ra hàng trăm triệu USD cho các dự án nghiên cứu và sản xuất các chế phẩm chủ yếu là dược phẩm bằng CNSH. Năm 2001 các hãng dược phẩm đã thu lợi nhuận về mặt hàng công nghệ sinh học đạt 10 tỷ USD.

7.1.2. Sinh sản hữu tính

Sự xuất hiện sinh sản hữu tính là bước tiến hóa lớn của sinh vật. Nó đảm bảo cho sự xuất hiện đa dạng di truyền bằng cách tổ hợp hai genom của 2 cá thể trong loài vào một cá thể mới, đồng thời qua các thế hệ sinh sản hữu tính, tái tổ hợp lại genom của các cá thể thế hệ tiếp theo.

Trong sinh sản hữu tính xảy ra sự xen kẽ thế hệ đơn bội và lưỡng bội Phân bào giảm nhiễm bảo đảm cho sự hình thành thế hệ tế bào đơn bội (các giao tử) và qua thụ tinh, 2 tế bào đơn bội hòa hợp với nhau tạo thành hợp tử lưỡng bội, và đối với cơ thể đa bào hợp tử lưỡng bội phát triển thành cơ thể. Phương thức sinh sản hữu tính đơn giản xuất hiện ở một số vi khuẩn, động vật đơn bào, tảo v.v... Ở động vật và thực vật bậc cao, hình thức sinh sản hữu tính phức tạp hơn nhiều, đòi hỏi sự phân hóa giới tính ở cơ thể bố mẹ, có cơ quan sinh sản chứa các tế bào sinh dục. Thông qua phân bào giảm nhiễm tạo thành các giao tử đực và cái. Tuy ở các loài khác nhau, chu kỳ sinh sản diễn ra khác nhau, nhưng cơ chế và bản chất của phân bào giảm nhiễm diễn ra giống nhau theo một sơ đồ chung.

Đặc điểm của sinh sản hữu tính thể hiện ở chỗ:

– Có hai cá thể (hoặc hai yếu tố - giao tử đực và giao tử cái) tham gia.

– Cơ cấu di truyền của thế hệ con được đổi mới vì có sự tổ hợp lại hệ gen ở thế hệ sau.

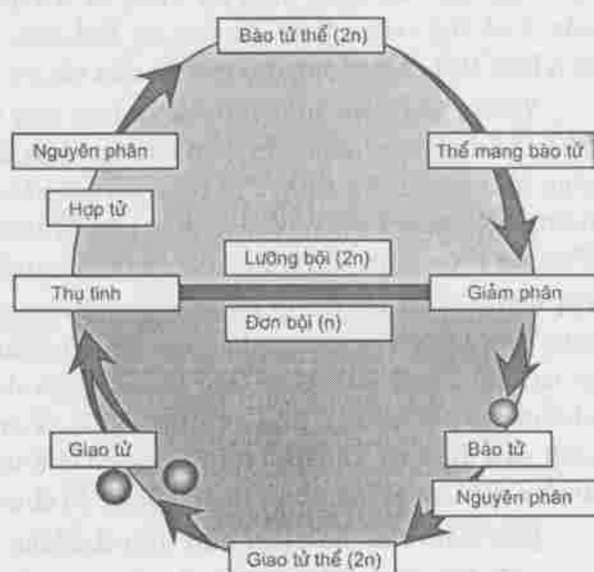
– Dựa trên phương thức phân bào mới là phân bào giảm nhiễm.

Ý nghĩa sinh học quan trọng của phương thức sinh sản hữu tính thể hiện ở chỗ thông qua sinh sản hữu tính, cơ cấu di truyền của thế hệ sau được đổi mới tạo nên đa dạng di truyền cũng là tạo nên đa dạng nguyên liệu cho chọn lọc tự nhiên, thúc đẩy tiến hóa và cơ thể đa bào càng ngày càng phức tạp, đa dạng.

7.2. CHU KỲ SỐNG VÀ LUÂN PHIÊN THẾ HỆ

7.2.1. Chu kỳ sống

Các cơ thể sinh sản hữu tính đều trải qua chu kỳ sống phức tạp bao gồm nhiều giai đoạn kế tiếp nhau: tạo giao tử mang *n* NST, thụ tinh tạo hợp tử mang *2n* NST, phát triển phôi sinh tạo cơ thể trưởng thành, sinh sản tạo giao tử, già và chết. Thông qua quá trình giảm phân tạo giao tử và quá trình thụ tinh tạo hợp tử, hệ gen của thế hệ sau đã được tái tổ hợp lại khác so với thế hệ bố mẹ. Đó chính là ưu thế di truyền của sinh sản hữu tính so với sinh sản vô tính. Tuy nhiên quá trình sinh sản hữu tính là quá trình phức tạp gồm nhiều giai đoạn: giai đoạn tạo giao tử do sự phân bào giảm nhiễm ở hai cá thể đực và cái, giai đoạn thụ tinh bao gồm sự gặp gỡ và kết hợp hai giao tử đực và cái thành hợp tử. Hợp tử phải trải qua quá trình sinh trưởng và phát triển mới tạo thành cơ thể. Đối với cơ thể đơn bào và đa bào bậc thấp, đã bắt đầu có phương thức sinh sản hữu tính nhưng còn đơn giản như hiện tượng tiếp hợp ở trùng lông, ở tảo, v.v..., hoặc ở cùng một cá thể tạo nên cả giao tử đực và giao tử cái, chúng chưa có cơ quan sinh sản để tạo ra giao tử riêng và biệt hóa khác nhau như ở tảo, rêu, ruột khoang. Đối với đa số thực vật và động vật đều có phân hóa cơ quan sinh sản riêng để tạo giao tử, trong đó giao tử đực và giao tử cái khác biệt nhau về nhiều đặc điểm hình thái. Như vậy trong

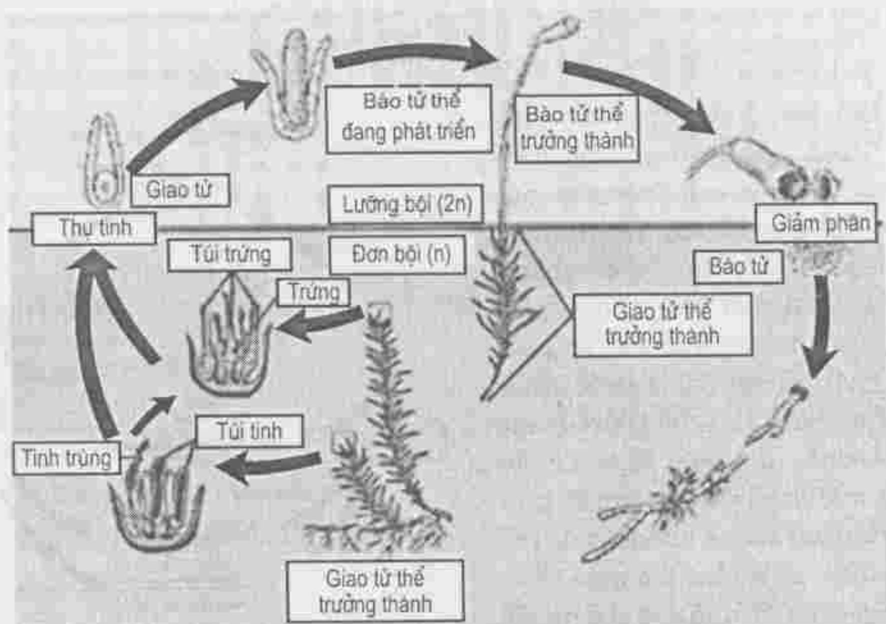


***Hình 7.2.* Chu kỳ sinh sản (chu kỳ sống) ở cơ thể sinh sản hữu tính**

phương thức sinh sản hữu tính ở thực vật và động vật đều tồn tại 2 pha: pha đơn bội (n NST) và pha lưỡng bội ($2n$ NST). Pha đơn bội n NST được hình thành do giảm phân của các tế bào sinh dục nguyên thủy $2n$. Pha lưỡng bội $2n$ được hình thành do sự kết hợp của 2 giao tử n (hình 7.2).

7.2.2. Sự luân phiên thế hệ

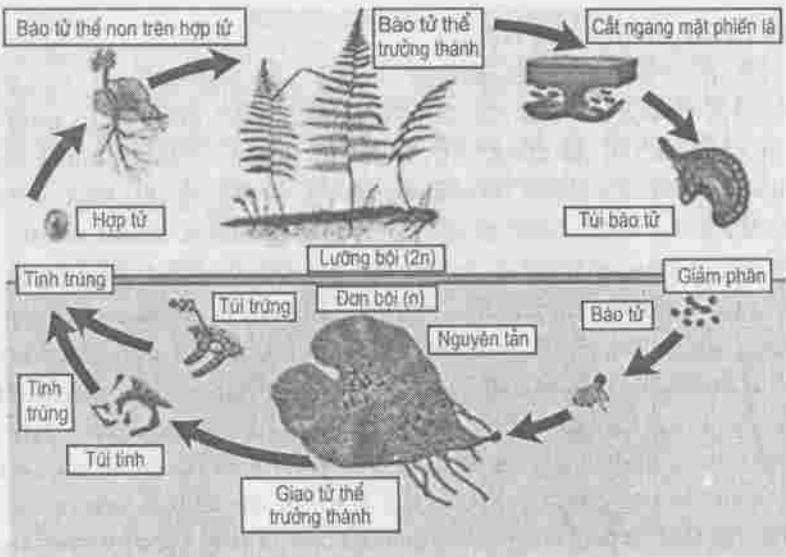
Như phần trên ta đã thấy bất kỳ chu kỳ sống nào cũng trải qua pha đơn bội và pha lưỡng bội luân phiên xen kẽ nhau. Mối tương quan giữa hai pha này ở thực vật là khác với động vật. Thực vật thuộc cơ thể có xen kẽ thế hệ rõ rệt: thế hệ *thể bào tử* và thế hệ *thể giao tử*. Thể bào tử là phần cơ thể $2n$ do hợp tử phát triển thành. Thể giao tử là phần cơ thể n do sự giảm phân tạo thành. Ở thực vật nguyên thủy như rêu, địa tiền thì thể giao tử là cây rêu đơn bội tồn tại lâu dài, còn thể bào tử lưỡng bội chỉ là phần cuống mang nang ở đỉnh ngọn sống phụ thuộc vào thể giao tử. Trong thể bào tử lưỡng bội (do hợp tử phát triển thành), các tế bào $2n$ sẽ giảm phân cho ra rất nhiều bào tử đơn bội (n NST) (vì vậy nên được gọi là thể bào tử) (sporophyte). Khi nang bị nứt ra (thể bào tử chết) các bào tử được giải phóng ra ngoài và mọc thành cây rêu đơn bội tức là thể giao tử. Trong thể giao tử, các tế bào đơn bội sẽ tạo nên giao tử đực (là tinh trùng có roi), và giao tử cái (trứng) (vì vậy nên được gọi là thể giao tử (gametophyte) (hình 7.3).



***Hình 7.3.* Chu kỳ sống của rêu có sự xen kẽ thế hệ**

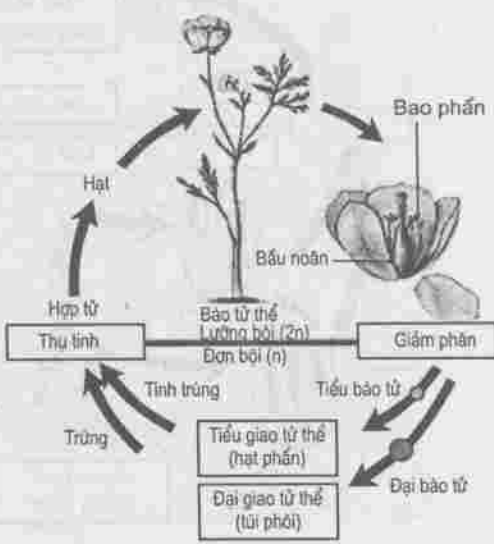
Giai đoạn thể giao tử đơn bội là cây rêu, còn giai đoạn thể bào tử lưỡng bội chỉ là cuống mang nang phụ thuộc vào thể giao tử

Đối với dương xỉ thì giai đoạn thể bào tử $2n$ là chủ yếu và là cây dương xỉ tồn tại lâu dài, còn giai đoạn thể giao tử n là nguyên tản hình tim sống độc lập và chỉ tồn tại trong một thời gian ngắn (hình 7.4).



Hình 7.4. **Chu kỳ sống của dương xỉ.**
Cây dương xỉ là thể bào tử lưỡng bội,
còn giao tử thể là nguyên tản hình tim sống độc lập

Đối với thực vật có hạt thì giai đoạn thể bào tử $2n$ (cây trưởng thành) là chủ yếu còn giai đoạn thể giao tử tuy vẫn tồn tại (hạt phấn và túi phôi mang nhiều nhân đơn bội) nhưng phụ thuộc hoàn toàn vào thể bào tử. Hạt phấn chưa phải là tinh trùng mà được xem như thể giao tử, hạt phấn chứa 3 nhân n trong đó nhân n sinh sản được xem là giao tử đực (tinh trùng không roi). Túi phôi được xem như thể giao tử vì chúng chứa 8 nhân n, trong đó chỉ có một nhân là giao tử cái (trứng) (hình 7.5).



Hình 7.5. **Chu kỳ sống của thực vật có hoa**

Đối với động vật thì cơ thể *2n* là thể bào tử là chủ yếu (cơ thể trưởng thành) còn thể giao tử hoàn toàn không tồn tại, các giao tử (tinh trùng và trứng) được tạo thành không ở lại trong cơ thể và nhanh chóng bị bài xuất ra khỏi cơ thể.

Đối với thực vật có hạt cần phân biệt rõ *thụ phấn* với *thụ tinh* và đặc điểm khác với động vật là ở thực vật có *thụ kinh kép*. Sự tạo thành hạt phấn (chứa tinh trùng không roi), sự thụ phấn nhờ gió, nhờ côn trùng cũng như sự thụ tinh kép để tạo hợp tử và nội nhũ (cơ quan nuôi phôi phát triển) đều là những đặc tính thích nghi của thực vật đối với đời sống ở cạn.

Đối với động vật có đời sống di động, sống trong nhiều môi trường khác nhau cho nên sự sinh sản ở chúng rất đa dạng cả về cấu tạo cơ quan sinh dục, về sự tạo giao tử cũng như ghép đôi và thụ tinh, cũng như về tập tính sinh sản.

Trên cơ sở hiểu rõ cơ chế quá trình sinh sản cũng như hiểu rõ các nhân tố bên trong (như hoocmon) và yếu tố môi trường tác động đến sự sinh sản, các nhà công nghệ sinh học đã áp dụng nhiều công nghệ như công nghệ nuôi cấy tế bào và công nghệ nhân bản vô tính cây trồng vật nuôi cũng như đề xuất nhiều biện pháp tăng năng suất cây trồng, vật nuôi; phòng tránh thai và kế hoạch hóa gia đình ở người.

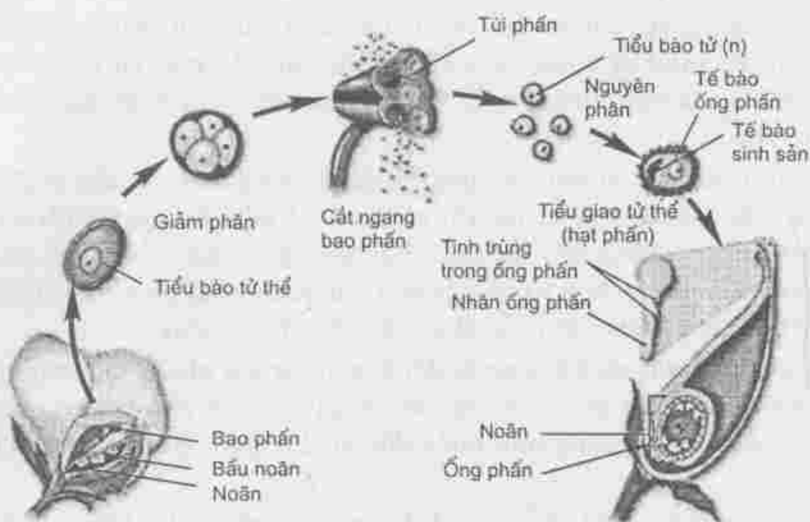
7.3. Sự phát sinh giao tử ở thực vật

7.3.1. Sự phát sinh hạt phấn và giao tử đực ở thực vật có hoa

Hạt phấn được hình thành trong bao phấn của nhị là cơ quan sinh sản đực của hoa. Mô sinh bào tử trong bao phấn sẽ nguyên phân cho ra các tế bào 2n được gọi là tế bào mẹ của tiểu bào tử. Mỗi tế bào mẹ đi vào giảm phân cho ra bốn tiểu bào tử đơn bội. Tiểu bào tử đơn bội sẽ phát triển thành hạt phấn. Hạt phấn được bao bởi vỏ ngoài và vỏ trong cứng rắn bằng xenluloz có tác dụng bảo vệ cho hạt phấn chống chịu các điều kiện bất lợi. Nhân đơn bội của hạt phấn sẽ nguyên phân tạo nên hai nhân đơn bội: Một nhân sinh sản và một nhân ống phấn. Nhân sinh sản lại nguyên phân tạo nên hai giao tử đực (hình 7.6).

Nhân ống phấn sẽ phát triển thành ống phấn khi thụ phấn. Một giao tử đực sẽ thụ tinh với nhân của trứng (giao tử cái) cho ra hợp tử 2n. Một nhân giao tử đực sẽ thụ tinh với hai nhân cực của túi phôi để tạo nên nội nhũ 3n (thụ tinh kép).

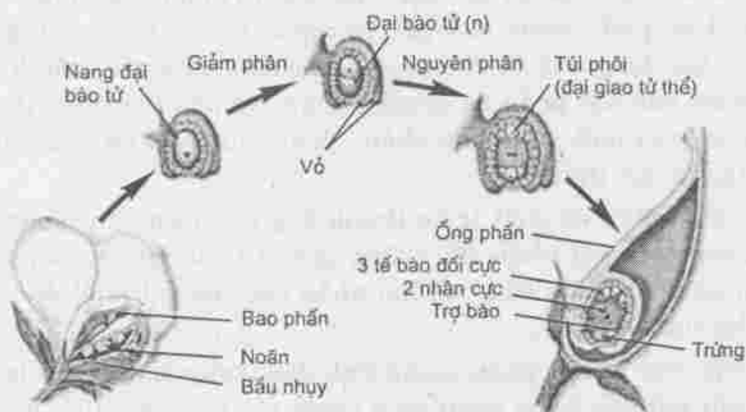
Cấu trúc của vỏ hạt phấn mang tính đặc trưng loài và rất bền chắc; có thể được lưu giữ qua hàng triệu năm trong các lớp trầm tích hóa thạch; là cứ liệu hóa thạch để các nhà cổ thực vật học nghiên cứu nguồn gốc và phân loại thực vật có hoa.



Hình 7.6. **Sự phát sinh hạt phấn và thụ tinh kép ở thực vật có hoa**

7.3.2. Sự phát sinh túi phôi và trứng ở thực vật có hoa

Giao tử cái hay là trứng được hình thành trong bầu nhụy của nhụy là cơ quan sinh sản cái của hoa. Trong bầu nhụy các tế bào sinh dục nguyên thủy sẽ nguyên phân để tạo nên khối tế bào hình trứng được gọi là noãn. Trong noãn một tế bào lớn được gọi là tế bào mẹ của đại bào tử, sẽ giảm phân cho ra bốn đại bào tử đơn bội. Ba trong bốn đại bào tử sẽ bị phân hủy và chỉ có một đại bào tử n NST nguyên phân 3 lần và tạo thành túi phôi chứa 8 nhân đơn bội, trong đó có một nhân là giao tử cái (trứng), 2 nhân trợ bào, 2 nhân cực và 3 nhân đối cực (hình 7.7). Như vậy túi phôi là tương đương với hạt phấn và là thể giao tử của thực vật có hoa.



Hình 7.7. **Sự hình thành túi phôi và trứng ở thực vật có hoa**

7.4. SỰ THỤ PHẤN VÀ THỤ TINH KÉP Ở THỰC VẬT CÓ HOA

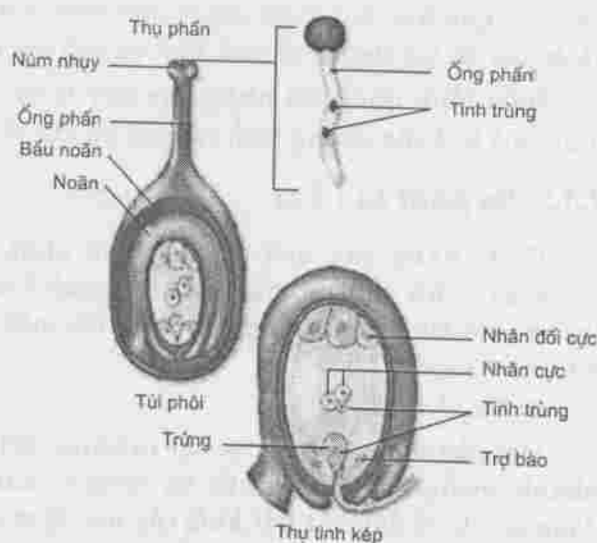
Thụ tinh là quá trình gặp gỡ và liên kết hai giao tử *n* NST để tạo thành hợp tử *2n* NST. Sự thụ tinh có thể xảy ra ở môi trường ngoài (như trong nước ngọt, nước biển) được gọi là thụ tinh ngoài, *ví dụ* ở cá, hoặc xảy ra trong cơ thể con cái được gọi là thụ tinh trong, *ví dụ* ở chim, động vật có vú. Trong trường hợp thụ tinh trong, con đực và con cái đều có cơ quan thích nghi tạo điều kiện cho giao tử gặp nhau và liên kết với nhau dễ dàng.

7.4.1. Sự thụ phấn

Đối với Tảo và thực vật thấp như Rêu, Dương xỉ, tinh trùng có mang roi, sự thụ tinh nhờ môi trường nước, tinh trùng có thể di chuyển gặp gỡ, liên kết với trứng. Đối với thực vật có hạt thích nghi với đời sống ở cạn, giao tử đực không có roi, để tạo điều kiện cho sự gặp gỡ và liên kết giữa giao tử đực và giao tử cái (thụ tinh) cần thông qua sự thụ phấn, tức là sự gặp gỡ và liên kết của hạt phấn với núm nhụy và sự hình thành ống phấn như là phương tiện giúp cho sự thụ tinh. Người ta phân biệt tự thụ phấn là khi hạt phấn liên kết với núm nhụy của cùng một hoa, hoặc giữa hoa đực và hoa cái của cùng một cây. Trong thụ phấn chéo là khi hạt phấn của hoa cây này liên kết với núm nhụy của hoa cây khác. Trong trường hợp thụ phấn chéo dẫn đến kết quả là các thế hệ cây con có độ biến dị di truyền lớn hơn và có nhiều khả năng tiến hóa đa dạng hơn. Sự thụ phấn có thể xảy ra nhờ côn trùng, nhờ gió hoặc nhờ dòng nước.

7.4.2. Sự thụ tinh kép

Khi sự thụ phấn xảy ra, hạt phấn dính chặt vào núm nhụy nhờ chất dính của núm nhụy, nhân ống phấn sẽ phát triển thành ống phấn mọc sâu vào tận túi phôi. Ống phấn có tác dụng dẫn đường cho nhân sinh sản vào túi phôi gặp gỡ và liên kết với các nhân cái theo cách: một nhân sinh sản đực (giao tử đực) liên kết với nhân sinh sản cái (trứng), kết quả là tạo nên hợp tử lưỡng bội (2n NST). Hợp tử sẽ phát triển



Hình 7.8. Sự thụ phấn và thụ tinh kép ở thực vật

thành phôi và thành cây trưởng thành 2n NST. Còn một nhân *n* đực khác sẽ kết hợp với 2 nhân cực của túi phôi để tạo nên nội nhũ *3n* dùng để nuôi phôi phát triển. Đó là *thụ tinh kép* đặc trưng cho thực vật có hạt (hình 7.8).

7.5. SỰ PHÁT TRIỂN CỦA HẠT VÀ QUẢ

7.5.1. Sự hình thành hạt và quả

Sau khi thụ tinh, noãn phát triển để tạo thành hạt. Trong quá trình này túi phôi lớn lên tạo nên chồi phôi hay thân mầm và rễ phôi hay rễ mầm. Trong hạt của thực vật một lá mầm như tên gọi của nó, phôi chỉ hình thành lên một lá mầm còn ở thực vật hai lá mầm có hai lá mầm được hình thành. Trong các loại hạt có nội nhũ như ở hạt thầu dầu và ngô, nhân nội nhũ phân chia nhiều lần theo nguyên phân để tạo nên mô nội nhũ gồm những tế bào dự trữ chất dinh dưỡng. Những tế bào này tích luỹ chất dinh dưỡng vận chuyển qua các bó mạch của giá noãn và phát triển bao quanh phôi non chất đầy khoang trống giữa vỏ noãn và những phần còn lại của túi phôi. Ở các hạt khác được gọi là *hạt không nội nhũ* như các hạt đậu tây, các lá mầm là nơi tích luỹ chủ yếu và sự phát triển của mô nội nhũ là rất bị hạn chế. Lớp vỏ ngoài của hạt được hình thành từ các vỏ noãn và gồm lớp ngoài dai gọi là *vỏ ngoài* và lớp trong mềm, xốp được gọi là *vỏ trong*.

Khi hạt chín thì bầu phát triển để chứa hạt tạo nên *quả*. Ở trường hợp đậu tây quả kéo dài được gọi là *quả đậu*. Sự phát tán của hạt xảy ra khi vách bầu đã trở thành vỏ quả, khô và nứt dọc theo hai bên.

Điển hình nhất của nhóm cây này là cỏ ba lá, đậu tằm, kim tước, đậu lupin mà hạt của chúng tách ra khỏi vỏ khi vỏ khô và tách ra.

7.5.2. Sự phát tán hạt

Chức năng của quả là đảm bảo phát tán hạt khỏi cây mẹ. Chức năng này chủ yếu để giảm bớt sự cạnh tranh giữa các cây trong cùng loài và để chiếm cứ vùng đất mới. Có một số kiểu phát tán được phân biệt như sau:

a) Tự phát tán

Hạt của một số cây được bật ra bằng cách nổ khỏi quả bởi một động tác nhanh chóng khi vỏ quả khô và cũng có khi do áp suất trương nước. Tác động đó đủ để đẩy bật hạt khỏi cây mẹ. Quả cây kim tước là loại đậu mà vỏ quả gồm những lớp mô sợi xếp chéo xiên với nhau. Khi khô, mỗi nửa vỏ xoắn lại và bất ngờ vỡ ra và tách hạt ra ngoài.

b) Phát tán nhờ gió

Cây thuốc phiện có hạt giống với các bào tử và rất nhẹ để có thể theo gió cuốn đi xa. Những hạt này được tạo nên trong quả rỗng gọi là *quả nang* được hình thành từ nhiều lá noãn dính nhau. Khi chín, hạt thoát ra qua các lỗ trên quả nang do bị rung theo gió. Gió phát tán các loại quả và hạt nhờ những phần kéo rộng ra, hoặc các chùm lông để làm chậm sự rơi xuống đất của hạt. Vỏ quả của cây phong kéo dài hình thành cánh. Ở cây bồ công anh, đài biến đổi thành chiếc dù mang chùm lông. Quả trúc đào liễu là quả nang khô và hạt của chúng thì phát triển lông tơ để giữ được trong không trung những khoảng cách xa và trông tựa như một túm lông.

c) Phát tán nhờ nước

Dạng phát tán này ít phổ biến. Quả và hạt rỗng hoặc có cấu tạo làm cho nó nổi trên mặt nước. Một *ví dụ* rõ rệt là quả dừa, quả có vỏ ngoài bằng sợi xốp và một khoang trống chứa khí bên trong hạt của nó.

d) Phát tán nhờ động vật

Một số quả và hạt khô có chất dính hoặc có gai để dính bắt vào lông khi các con vật đi qua. Quả cây dâu móc tạo thành một chùm nhỏ quả khô được gọi là *quả bế*, mỗi quả có một móc hình ngạnh tạo thành từ vòi nhị. Toàn bộ cụm quả có thể dính chặt khi con vật bước qua và giữ ở đấy lâu trước khi mỗi quả bế rụng và phát tán đi.

Các *quả mọng* là thức ăn hấp dẫn nhiều loại động vật khác nhau, nhất là chim. Những quả này khi chín thì thay đổi màu sắc từ màu xanh lục bình thường khó thấy đến các màu rực rỡ như cam đỏ, xanh lam hoặc đen thẫm. Bên trong mô của nó trở nên mềm và ngọt do hoạt tính phối hợp của hoocmon và enzym để tạo nên vị ngọt của quả loại này.

Phần ăn được của *quả thật* như quả mận hay quả cà chua được hình thành từ lớp giữa hay *vỏ quả giữa* và lớp trong hay *vỏ quả trong* của vách bầu còn lớp ngoài được *vỏ quả ngoài* tạo nên lớp "da" của quả. Ở những loại *quả giả* như quả táo, dâu tây, tầm xuân thì phần nạc phát triển từ các thành phần của hoa khác với bầu mà thường là từ đế hoa.

Hạt của các quả nạc được bảo vệ bởi các vỏ cứng, đôi khi được tăng độ cứng bởi sự dính của lớp tế bào đá tạo nên mô vỏ quả trong. Những quả này được phát tán phụ thuộc vào kích thước của chúng cũng như là bị nuốt, bị thải... Trong trường hợp sau, lớp vỏ ngoài chịu đựng được tác động của enzym trong ống tiêu hóa và hạt được lắng vào phân thường là tại nơi xa với cây mẹ và trong môi trường giàu chất dinh dưỡng phù hợp.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. So sánh sinh sản vô tính với sinh sản hữu tính. Chứng minh vai trò tiến hóa của sinh sản hữu tính.

2. Nêu các ứng dụng của sinh sản vô tính trong công nghệ cây trồng. Dựa trên cơ sở khoa học nào để nhân bản vô tính cây trồng?

3. Vẽ chu kỳ sinh sản và luân phiên thế hệ ở rêu, dương xỉ và thực vật có hoa. Phân tích đặc điểm sai khác.

4. Thế nào là bào tử thể và giao tử thể. Cho *ví dụ*.

5. Vẽ sơ đồ phát sinh hạt phấn và túi phôi.

6. Thụ phấn khác thụ tinh ở những điểm nào? Liệt kê các dạng thụ phấn.

7. Vẽ sơ đồ thụ tinh kép ở thực vật có hoa.

8. Hạt được hình thành như thế nào? Và được phát tán bằng những phương thức nào?

Chương 8

SINH SẢN Ở ĐỘNG VẬT

Mục tiêu:

– Liệt kê được các hình thức sinh sản vô tính ở động vật.

– Trình bày được cơ sở di truyền của xác định giới tính ở động vật.

– Trình bày được ảnh hưởng của hoocmon lên sự xác định giới tính.

– Trình bày được các nhân tố môi trường gây ảnh hưởng lên xác định giới tính ở động vật.

– Vẽ được sơ đồ sinh tinh và sinh trứng.

– Trình bày được quá trình thụ tinh và tạo hợp tử.

– Nắm được các ứng dụng trong sinh sản động vật nuôi và kế hoạch hóa gia đình ở con người.

8.1. SỰ SINH SẢN VÔ TÍNH Ở ĐỘNG VẬT

8.1.1. Các hình thức sinh sản vô tính ở động vật

Đối với động vật, sinh sản vô tính thường chỉ có ở động vật bậc thấp như thủy tức (do sự nảy chồi), giun dẹt (do sự tái sinh của một phần cơ thể thành cơ thể toàn vẹn). Đối với động vật bậc cao thì rất hiếm quan sát thấy sinh sản vô tính, còn sự tái sinh chỉ là để khôi phục lại phần cơ thể bị tổn thương hoặc bị mất (*ví dụ*: Tái sinh da khi da bị tổn thương, thằn lằn tái sinh đuôi khi bị mất đuôi, v.v,..). Sự sinh đôi cùng trứng ở người có thể xem là một hình thức sinh sản vô tính vì một trứng được thụ tinh có bộ nhiễm sắc thể 2n qua phân bào nguyên nhiễm cho ra tế bào con (2 phôi bào) giống nhau và từ mỗi tế bào con này phát triển thành cơ thể riêng biệt giống hệt nhau về mặt di truyền.

Sinh sản vô tính tuy không tạo ra đa dạng di truyền, nhưng trong nhiều trường hợp cũng tạo nên ưu thế cho động vật. *Ví dụ*, tạo nên số lượng con rất nhiều trong thời gian ngắn để xâm chiếm vùng phân bố rộng, vẫn tạo ra thế hệ con trong trường hợp sống cô lập không có bạn đời. Sinh sản vô tính tạo ra các dạng di truyền ổn định là có lợi trong điều kiện môi trường giữ nguyên không thay đổi.

8.1.2. Nhân bản vô tính động vật

Nhân bản vô tính là thuật ngữ để chỉ quá trình hình thành cơ thể đa bào không bằng con đường sinh sản hữu tính (có sự kết hợp giữa tinh trùng và trứng để tạo ra hợp tử, từ hợp tử sẽ phát triển thành cơ thể) mà thông qua sự phát triển của tế bào soma (tế bào sinh dưỡng tạo nên các cơ quan) bằng cách phân bào nguyên nhiễm và biệt hóa tế bào thành cơ thể trong điều kiện nuôi cấy *invitro*. Đối với thực vật là cơ thể có khả năng sinh sản bằng phương thức sinh sản sinh dưỡng (sinh sản vô tính) từ các mô soma của rễ thân lá thì kỹ thuật nhân bản vô tính *invitro* không có gì khó khăn phức tạp. Nhưng đối với đa số động vật sinh sản bằng phương thức hữu tính thì kỹ thuật nhân bản có nhiều thủ thuật đặc biệt: đó là kỹ thuật chuyển nhân (nuclear transfert).

a) Kỹ thuật chuyển nhân

Trong nhân của tế bào soma có chứa 2n nhiễm sắc thể chứa hệ gen quy định nên tất cả tính trạng của cơ thể giống như bộ nhiễm sắc thể của hợp tử. Qua quá trình phát triển, hợp tử sẽ phân bào và biệt hóa cho ra các tế bào của các mô khác nhau. Quá trình biệt hóa là thể hiện sự biệt hóa trong hệ gen theo thời gian và không gian của phôi đang phát triển dưới sự kiểm soát của các nhân tố nội và ngoại bào. Các tế bào chưa được biệt hóa được gọi là tế bào gốc (stem cells) (tế bào gốc phôi, tế bào gốc cơ thể), chúng có tiềm năng phân bào và biệt hóa, vì vậy sử dụng tế bào gốc để nhân bản vô tính là dễ thực hiện hơn so với tế bào đã biệt hóa. Những thí nghiệm đầu tiên về kỹ thuật cấy chuyển nhân để nhân bản vô tính phải thực hiện với tế bào phôi (phôi nang, phôi vị). Tại sao phải chuyển nhân? Bình thường người ta tách nhân từ tế bào cho (tế bào soma) và đem cấy chuyển vào tế bào trứng chưa thụ tinh đã bị lấy hoặc hủy nhân để tạo nên một tế bào 2n (giống như hợp tử) chứa nhân của tế bào cho và tế bào chất của tế bào nhận (trứng đã mất nhân). Vì lẽ rằng nhân 2n của tế bào cho là tế bào soma đã biệt hóa ở mức độ nào đó do tế bào chất của nó quy định phù hợp với thời gian và không gian phát triển của phôi. Khi nhân này được cấy chuyển vào tế bào chất của trứng là môi trường giống như của hợp tử, thì nhân sẽ tái biệt hóa trở lại trạng thái như nhân của hợp tử, và hệ gen của nó sẽ hoạt hóa theo đúng chương trình phát triển do các nhân tố của trứng điều khiển.

Những thành công của nhân bản vô tính bằng cấy nhân được thực hiện ở ếch bằng cách sử dụng nhân của các tế bào soma lấy ở giai đoạn phôi. Năm 1952, lần đầu tiên 2 nhà khoa học tại Philadelphi, R. Briggs và T. King đã nhân bản vô tính con nòng nọc bằng kỹ thuật chuyển cấy nhân từ tế bào phôi nang ếch. Từ những năm 1960, J. Gordon đã nhân bản vô tính thành công con ếch trưởng thành từ nhân của tế bào ruột nòng nọc và về

sau từ nhân của tế bào ruột ếch. Về sau nhiều công trình nhân bản vô tính được thực hiện trên nhiều động vật như cá và cả động vật có vú.

b) Nhân bản vô tính động vật có vú

Đối với động vật có vú là động vật thụ tinh trong và phôi phát triển trong dạ con của mẹ dưới sự nuôi dưỡng qua rau thai, vì vậy kỹ thuật nhân bản vô tính khó khăn hơn và phức tạp hơn nhiều. Từ những năm 1960 - 1980, các nhà khoa học đã thành công trong kỹ thuật thụ tinh trong ống nghiệm để tạo nên phôi người và cấy phôi vào dạ con người mẹ và sinh ra em bé, được gọi là em bé sinh ra từ ống nghiệm (em bé đầu tiên được sinh ra bằng kỹ thuật thụ tinh trong ống nghiệm là em Brown, một công dân người Anh từ năm 1978).

Kết hợp kỹ thuật chuyển nhân với kỹ thuật thụ tinh trong ống nghiệm, từ năm 1983, các nhà công nghệ tế bào đã nhân bản thành công đối với chuột từ nhân lấy ở giai đoạn phôi nang, và từ năm 1984 đến 1986 thực hiện nhân bản vô tính cừu, bò, v.v... từ nhân lấy ở giai đoạn phôi. Trước năm 1992, các nhà khoa học cho rằng, đối với động vật có vú chỉ có thể nhân bản vô tính thành công với nhân lấy từ giai đoạn phôi, còn đối với nhân của tế bào soma trưởng thành thì không thể thực hiện được vì tính biệt hóa của chúng là không thể đảo ngược.

Sự kiện tháng 2 - 1997, khi báo chí công bố con cừu Dolly ra đời bằng kỹ thuật nhân bản vô tính với nhân lấy từ tế bào tuyến vú của cừu mẹ trưởng thành 6 năm tuổi do ông I. Wilmut thực hiện tại Học viện Roslin ở Anh đã gây tiếng vang lớn trong giới khoa học và cả xã hội về nhiều phương diện. Sự thành công của Wilmut không chỉ nhờ có kỹ thuật thao tác phức tạp mà chủ yếu là do có hiểu biết sâu sắc không chỉ về sinh học phân tử mà chủ yếu về sinh học tế bào, về cơ chế điều khiển chu kỳ tế bào trong quá trình phát triển.

Tiếp theo cừu là hàng loạt động vật có vú được nhân bản vô tính như chuột, mèo, bò, lợn, dê, chó, v.v... và các nhà nhân bản vô tính tuyên bố sẽ nhân bản vô tính cả con người.

Công nghệ nhân bản vô tính được ứng dụng trong chăn nuôi tạo giống vật nuôi có năng suất cao, chất lượng tốt về sản phẩm (thịt, trứng, sữa, len, v.v...) đồng đều về tốc độ sinh trưởng, về thu hoạch sản phẩm, v.v... phục vụ cho chăn nuôi công nghiệp quy mô lớn, kết hợp với công nghệ gen tạo giống vật nuôi chống chịu bệnh tật, thích nghi với điều kiện chăn nuôi, cũng như sản xuất các sản phẩm đặc thù (thịt, trứng, sữa có chứa vacxin, chất sinh trưởng, chất dinh dưỡng quý hiếm, v.v...).

Công nghệ nhân bản vô tính được ứng dụng trong y học để tạo các mô, các cơ quan phục vụ cho liệu pháp cấy ghép mô cơ quan.

Công nghệ nhân bản vô tính người với mục tiêu sinh sản, tức là để sinh ra một con người đã được nhiều nước và Liên hiệp quốc ngăn cấm vì có thể gây ra nhiều hậu quả vi phạm đạo đức.

8.1.3. Công nghệ tế bào gốc

a) Tế bào gốc

Tế bào gốc (stem cells) là những tế bào có khả năng sinh sản và biệt hóa cho ra các tế bào biệt hóa. Người ta phân biệt các tế bào gốc phôi và tế bào gốc trưởng thành. Tế bào gốc phôi là những tế bào gốc khi biệt hóa sẽ cho ra các tế bào gốc trưởng thành và các tế bào biệt hóa của giai đoạn phát triển phôi thai. Tế bào gốc trưởng thành là những tế bào gốc của cơ thể trưởng thành, có khả năng sinh sản và biệt hóa cho ra các tế bào biệt hóa của mô cần thay thế, tái sinh. Người ta phân biệt tế bào gốc soma (sản sinh và biệt hóa cho ra các tế bào của các mô, như tế bào gốc da, tủy xương, v.v...) và tế bào gốc sinh dục (sản sinh và biệt hóa cho ra các giao tử).

Tùy theo mức độ về tiềm năng biệt hóa, người ta còn phân biệt: *tế bào gốc toàn năng* (là tế bào gốc có khả năng sinh sản và biệt hóa cho ra tất cả các loại tế bào biệt hóa của bất kỳ mô nào, *ví dụ* tế bào gốc phôi sớm), *tế bào gốc đa năng* (là tế bào gốc có khả năng sinh sản và biệt hóa cho ra chỉ vài loại tế bào biệt hóa, *ví dụ* tế bào gốc tủy xương có khả năng cho ra các dòng hồng cầu, bạch cầu, tiểu cầu, v.v...), *tế bào gốc đơn năng* (là tế bào gốc chỉ có khả năng sản sinh và biệt hóa cho ra một dòng tế bào biệt hóa, *ví dụ*: tế bào gốc da chỉ cho ra các tế bào biểu mô da, tế bào gốc ruột chỉ cho ra dòng tế bào biểu mô ruột, v.v...).

b) Ứng dụng công nghệ tế bào gốc

Công nghệ tế bào gốc được ứng dụng trong tạo giống vật nuôi bằng cách kết hợp với công nghệ gen, công nghệ nhân bản vô tính. Ngoài ra, nghề chăn nuôi của thế giới đang đứng trước một thử thách lớn: qua chăn nuôi trong điều kiện tự nhiên, nhân loại sẽ bị hứng chịu những dịch bệnh lớn như kiểu dịch cúm gia cầm do virut H5N1, các nhà chăn nuôi sẽ bị phá sản khi phải giết bỏ hàng triệu vật nuôi. Công nghệ tế bào gốc mở ra một hứa hẹn lớn: Sản xuất theo quy mô công nghiệp các sản phẩm chăn nuôi (thịt, trứng, sữa, len, v.v...) bằng kỹ thuật nuôi cấy tế bào gốc *invitro* tạo ra các mô, cơ quan cần thiết trong nhà máy không thông qua chăn nuôi, như vậy vừa tiết kiệm, vừa dễ dàng kiểm soát được dịch bệnh.

Công nghệ tế bào gốc được ứng dụng trong Y học làm *liệu pháp tế bào,* tức là sử dụng kỹ thuật phân lập, cất giữ và nuôi cấy các tế bào gốc và điều khiển cho chúng biệt hóa thành bất kỳ dòng tế bào nào, mô nào để làm nguyên liệu thay thế tế bào, mô bị tổn thương cần thay thế. Sử dụng liệu

pháp gen (thay thế gen hỏng bằng gen lành cho người bệnh) có thể gây nhiều nguy hiểm vì người ta không thể kiểm soát được hoạt động của gen trong hệ gen. Sử dụng liệu pháp cấy ghép cơ quan không đem lại kết quả lâu dài, hơn nữa nguồn cơ quan càng ngày càng khan hiếm. Vì vậy, liệu pháp thay thế tế bào mô bằng công nghệ tế bào gốc sẽ đem lại hiệu quả mong muốn vì có nhiều ưu thế. Tế bào gốc toàn năng của bản thân mỗi con người được phân lập, cất giữ, và khi cần được nuôi cấy cung cấp kịp thời nguồn nguyên liệu thay thế cho bất kỳ tế bào nào, mô nào bị hư hỏng tổn thương. Trường hợp xảy ra bị bỏng nặng tổn thương da, tế bào gốc được nuôi cấy và cho biệt hóa ra mô da kịp thời gắn vá vùng da bị hỏng. Trường hợp bị suy tủy xương, ung thư tủy xương thì mô tủy xương hỏng được trích bỏ và được thay thế từ nguồn tế bào gốc tủy xương được nuôi cấy từ tế bào gốc. Liệu pháp tế bào gốc mở ra triển vọng chữa trị nhiều bệnh như ung thư, bỏng, Parkinson, Alzheimer, chấn thương tủy sống, đột quỵ tim mạch, tiểu đường tip I, viêm gan, teo cơ, mù, rụng tóc, v.v...

8.2. SỰ SINH SẢN HỮU TÍNH Ở ĐỘNG VẬT

8.2.1. Sự phân hóa giới tính

Như trên ta đã biết giới tính là cần thiết cho sự sinh sản hữu tính. Nhờ có khác biệt giới tính mà con đực và con cái có thể nhận biết nhau một cách dễ dàng nhanh chóng tạo điều kiện thuận lợi cho sự giao phối và thụ tinh tạo hợp tử. Những nhân tố nào quy định nên giới tính. Gen, hoocmon hay nhân tố môi trường chịu trách nhiệm xác định giới tính? Sinh học hiện đại đã cho chúng ta câu trả lời: Cả ba nhân tố nêu trên đây đều tham gia vào quá trình hình thành giới tính.

Thứ nhất ta hãy xem xét gen chứa trong nhiễm sắc thể xác định tính trạng giới tính như thế nào?

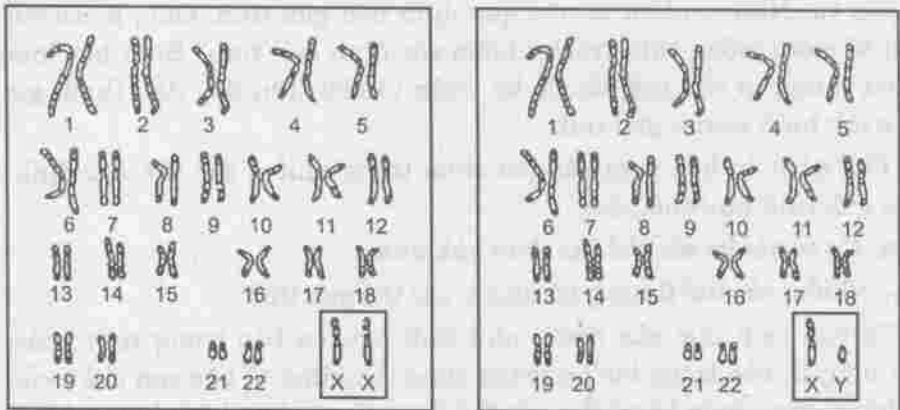
a) Cơ sở nhiễm sắc thể xác định giới tính

– Nhiễm sắc thể thường và nhiễm sắc thể giới tính:

Tế bào sinh dục của người như tinh nguyên bào trong tinh hoàn hay noãn nguyên bào trong buồng trứng cũng là những tế bào con cháu của hợp tử, chúng cũng chứa bộ nhiễm sắc thể 2n = 46 và chứa hàm lượng ADN gồm 6 tỷ cặp nucleotit như hợp tử và như bất kỳ tế bào soma nào khác. Chúng đều được hình thành do sự phân bào nguyên nhiễm của các tế bào tiền thân đều chứa 2n NST và qua phân bào nguyên nhiễm, bộ nhiễm sắc thể vẫn giữ nguyên 2n = 46 ở tất cả các tế bào con cháu. Về mặt di truyền, các tế bào soma và tế bào sinh dục không khác nhau, chúng chỉ khác nhau về chức năng mà thôi: Các tế bào sinh dục được phân hóa phân công làm chức năng duy trì

nòi giống qua các thế hệ nên chúng có nhiều đặc điểm thích nghi với chức năng sinh sản như có khả năng giảm phân cho ra các giao tử $n = 23$ NST và có khả năng kết hợp với nhau tạo hợp tử. Trong thực tế thế giới sống, các tế bào soma vẫn có thể đảm nhiệm chức năng sinh sản. Đó là sự sinh sản vô tính hay sinh sản sinh dưỡng rất phổ biến ở thực vật và động vật bậc thấp, trong đó từ một tế bào soma có thể phát triển thành cơ thể. Đối với nhiều loài, ở cơ thể trưởng thành chưa phân hóa rõ rệt các tế bào sinh dục và khi sinh sản, một số tế bào soma biến đổi thành các tế bào sinh dục làm nhiệm vụ sinh sản. Nhiều thí nghiệm đã chứng minh là ở một số loài, khi bị cắt bỏ tuyến sinh dục thì tuyến lại được tái sinh từ các tế bào soma. Công nghệ nhân bản vô tính đã thành công trong việc sử dụng tế bào soma để nhân bản vô tính (không thông qua sinh sản hữu tính) đối với nhiều loài thực vật và nhiều loài động vật, kể cả động vật có vú như cừu, dê, mèo chuột, bê, v.v...

Trong bộ lưỡng bội, các nhiễm sắc thể tồn tại thành cặp tương đồng, *ví dụ* ở người có 23 cặp tương đồng, trong cặp 2 thành viên (1 nhiễm sắc thể từ bố, 1 từ mẹ) giống nhau về hình dạng, kích thước. Những cặp như thế được gọi là nhiễm sắc thể thường (autosome). Ngoài ra còn có 1 cặp trong đó 2 thành viên khác nhau về hình dạng, kích thước, hoặc trạng thái hoạt động được gọi là nhiễm sắc thể giới tính (sex chromosome). *Ví dụ:* Ở người có 22 cặp nhiễm sắc thể thường và 1 cặp (cặp thứ 23) là nhiễm sắc thể giới tính. Ở nam giới, cặp nhiễm sắc thể giới tính là XY, còn ở nữ giới là XX (hình 8.1).



***Hình 8.1*. Kiểu nhân (Caryotip) của người**

Cặp nhiễm sắc thể giới tính là cơ sở di truyền để xác định giới tính và xác định tính di truyền liên kết giới tính ở đa số cơ thể sinh sản hữu tính. Chúng ta cần lưu ý rằng, cặp nhiễm sắc thể giới tính có mặt trong tất cả các tế bào của cơ thể, tế bào *soma* cũng như tế bào *sinh dục*. Thế thì cặp nhiễm sắc thể

giới tính có vai trò gì trong việc xác định giới tính, tức là sự phân hóa đực cái và các tính trạng giới tính có liên quan đến nhiễm sắc thể thường không? Đây là vấn đề vô cùng phức tạp. Sinh học hiện đại đã làm sáng tỏ được một số cơ sở gen và NST của hiện tượng phân hóa giới tính.

– Cơ sở gen và nhiễm sắc thể xác định giới tính:

Đa số cơ thể đa bào sinh sản bằng phương thức hữu tính và được phân hóa giới tính đực và giới tính cái. Giới tính được biểu hiện ở các tính trạng sinh dục nguyên phát (có tuyến sinh dục tinh hoàn, buồng trứng) và tính trạng sinh dục thứ phát (các phần phụ sinh dục và tính trạng khác của cơ thể phân biệt đực cái). Những tính trạng này được quy định bởi nhân tố di truyền và nhân tố môi trường trong cơ thể và môi trường ngoài.

Đối với đa số cơ thể, giới tính được xác định bởi nhiễm sắc thể giới tính (sex - chromosome). Từ đầu thế kỷ XX, các nhà di truyền học đã phát hiện ra các NST giới tính ở ruồi quả: Con đực có cặp NST XY, còn con cái có cặp NST XX. Về sau nghiên cứu bộ NST của người, các nhà di truyền đã phát hiện hiện tượng đáng kinh ngạc là ở con người cũng giống như ruồi quả, nam giới được đặc trưng bởi cặp NST XY còn nữ giới được đặc trưng bởi cặp XX.

Nghiên cứu trên nhiều loài động vật và thực vật khác nhau, người ta thấy cơ chế xác định giới tính không chỉ được NST giới tính quy định, mà còn được quy định bởi các NST thường.

Cơ chế xác định giới tính bằng NST thể hiện ở 3 kiểu sau đây:

+ Kiểu đồng giao tử (XX) ở con cái và dị giao tử (XY) ở con đực:

Kiểu xác định giới tính này phổ biến ở động vật cũng như thực vật (*ví dụ* đa số sâu bọ như châu chấu, ruồi quả, v.v..., động vật có vú, người, một số thực vật có hoa), trong đó con cái có cặp nhiễm sắc thể tương đồng giống nhau XX, còn con đực có cặp tương đồng khác nhau: một chiếc là X và một chiếc là Y. Nhiễm sắc thể X có kích thước dài hơn chứa nhiều gen hơn nhiễm sắc thể Y (*ví dụ* ở người, nhiễm sắc thể X chứa 163 triệu cặp nucleotit với 1218 gen, trong lúc đó nhiễm sắc thể Y chỉ chứa có 53 triệu cặp nucleotit với 128 gen). Như vậy, trong nhiễm sắc thể X có rất nhiều gen không có alen tương ứng so với Y, và giới tính cái được xác định bởi sự có mặt của 2 nhiễm sắc thể X, còn giới tính đực được xác định bởi sự có mặt của nhiễm sắc thể Y.

Nghiên cứu nhiều trường hợp sai lệch giới tính ở người cho thấy: giới tính được xác định bởi sự có mặt hay không có nhiễm sắc thể Y. *Ví dụ*: Trường hợp hội chứng Turner có kiểu gen XO (một nhiễm sắc thể X và không có Y) vẫn là nữ giới, còn trong trường hợp hội chứng Klinefelter có kiểu gen XXY tuy có hai XX nhưng có Y nên vẫn là giới tính nam. Rõ ràng là nhiễm sắc thể Y có tác động trội và quyết định giới tính, thể hiện ở chỗ: trong quá trình phát

triển sớm của phôi, nhiễm sắc thể Y đã điều khiển sự phát triển của mầm tuyến sinh dục nguyên thủy thành tinh hoàn (tính trạng sinh dục nguyên phát) và tinh hoàn chế tiết testosteron kích thích hình thành các tính trạng nam giới thứ phát. Năm 1990, người ta đã chứng minh là nhân tố xác định tinh hoàn được mã hóa bởi gen SRY (sex - determining region Y) định vị trong vế ngắn của nhiễm sắc thể Y của người. Có rất nhiều trường hợp sai lệch giới tính thể hiện ở chỗ nam giới có kiểu gen XX và ngược lại nữ giới có kiểu gen XY. Trong trường hợp nam XX là do gen SRY đã được chuyển đoạn sang X do đó chúng điều khiển phát triển tinh hoàn, còn trong trường hợp nữ XY là do trong NST Y không có gen SRY do đó thiếu nhân tố phát triển tinh hoàn và mầm tuyến sinh dục phát triển thành buồng trứng. Nhiều nghiên cứu chứng minh rằng gen SRY có cả trong nhiễm sắc thể Y của chuột và đã phát hiện cơ chế phân tử điều khiển phát triển giới tính từ gen SRY thông qua hệ hoocmon testosteron và thụ quan của testosteron. Đối với con đực XY bình thường, gen SRY sản sinh ra nhân tố xác định tinh hoàn (TDF - testis determining factor) kích thích vùng tủy mầm tuyến sinh dục phát triển thành tinh hoàn, tinh hoàn chế tiết testosteron kích thích phát triển tính trạng sinh dục thứ phát ở con đực. Đối với con cái XX bình thường, vì không có Y (không có gen SRY) nên không có nhân tố TDF, vùng tủy mầm tuyến sinh dục không phát triển thành tinh hoàn mà vùng vỏ của tuyến phát triển buồng trứng, buồng trứng chế tiết hoocmon estrogen kích thích phát triển tính trạng sinh dục thứ phát ở con cái. Đối với trường hợp sai lệch giới: con cái XY (có Y nhưng là con cái) thì tuy có Y nhưng vẫn phát triển giới tính cái là do Y mất gen SRY nên không có nhân tố TDF, vùng tủy mầm tuyến sinh dục không phát triển thành tinh hoàn, trái lại vùng vỏ mầm sinh dục phát triển thành buồng trứng. Thật ra gen SRY xác định giới tính đực thông qua sự tương tác với nhiều gen khác định vị trong các nhiễm sắc thể thường và nhiễm sắc thể X. *Ví dụ* các gen SOX9, gen SF1, gen AMH, v.v... trong nhiễm sắc thể thường phối hợp với gen SRY xác định giới tính đực.

Năm 1994, người ta đã phát hiện được gen DAX1 định vị trong nhiễm sắc thể X có vai trò phối hợp với gen SRY xác định giới tính đực. Gen DAX1 mã hóa cho thụ quan của hoocmon testosteron do đó testosteron có thể được thu nhận và xâm nhập vào tế bào để hoạt hóa các gen có vai trò tạo nên các tính trạng sinh dục đực thứ phát. Những con đực XY có gen DAX1 bị đột biến sẽ không sản sinh thụ quan, do đó testosteron không được thu nhận vào trong tế bào và cơ thể phát triển theo hướng cái hóa. Đối với con cái XX, thì gen DAX1 phối hợp với gen WNT4 (định vị trong nhiễm sắc thể thường) xác định sự phát triển của buồng trứng. Ở con đực, gen WTN4 bị ức chế, do đó gen DAX1 phối hợp với gen SRY xác định sự phát triển tinh hoàn.

Đối với ruồi quả, tuy có cặp nhiễm sắc thể giới tính là XX (con cái) và XY (con đực), nhưng cơ chế xác định giới tính khác với động vật có vú, vì trong nhiễm sắc thể Y của chúng không có gen xác định giới tính SRY. Sự xác định giới tính ở ruồi quả diễn ra theo cơ chế: tỷ lệ giữa nhiễm sắc thể X với nhiễm sắc thể thường. Ruồi quả có bộ nhiễm sắc thể 2n = 8 trong đó có cặp giới tính XX (con cái) và XY (con đực) và 3 cặp thể nhiễm sắc thường được ký hiệu là AA. Tỷ lệ X/A sẽ quy định giới tính của ruồi (bảng 8).

Bảng 8. Kiểu xác định giới tính ở ruồi quả

NST giới tính (X) và NST thường (A)	Tỷ lệ X/A	Kiểu hình về giới
1X 2A	0,.5	Con đực
2X 2A	1,0	Con cái
3X 2A	1,5	Siêu cái
4X 3A	1,33	Siêu cái
4X 4A	1,0	Con cái tứ bội
3X 3A	1,0	Con cái tam bội
3X 4A	0,75	Trung giới
2X 3A	0,67	Trung giới
2X 4A	0,5	Con đực tứ bội
1X 3A	0,33	Siêu đực

Qua bảng trên ta thấy rõ là đối với ruồi, kể cả con đực, nhiễm sắc thể Y không gây ảnh hưởng lên kiểu hình giới tính. Tuy nhiên Y gây ảnh hưởng lên tính hữu thụ của con đực. Ngày nay người ta đã phát hiện gen Sxl được gọi là gen gây chết giới (Sex lethal) định vị trong X đóng vai trò chủ yếu trong sự xác định giới tính ở ruồi quả theo cơ chế sau:

- XY/ AA → 0,5 → gen Sxl không hoạt động → con đực.
- XX/ AA → 1,0 → gen Sxl hoạt động → con cái.

Nếu gen Sxl hoạt động ngược lại (hoạt động ở phôi đực và không hoạt động phôi cái) thì sẽ gây chết cho phôi (nên có tên gọi là gen gây chết).

Trạng thái hoạt động của gen Sxl liên kết X (định vị trong X) liên quan chặt chẽ với sự hoạt động của các gen khác định vị trong nhiễm sắc thể thường (AA). *Ví dụ,* người ta đã phát hiện trong nhiễm sắc thể số 3 của ruồi quả có gen lặn tra (transformer gene), nếu ở trạng thái đồng hợp sẽ biến ruồi cái lưỡng bội thành ruồi đực bất thụ: các cá thể XX/ tratra có tính trạng giống con đực bình thường nhưng bất thụ.

+ Kiểu đồng giao tử là con đực (ZZ) và dị giao tử là con cái (ZW):

Kiểu xác định giới tính này quan sát thấy ở các loài bướm, chim và một số loài bò sát, trong đó con đực có 2 nhiễm sắc thể tương đồng giống nhau, còn con đực có cặp tương đồng khác nhau, nhiễm sắc thể W bé hơn và không có đoạn tương đồng với Z. *Ví dụ* đối với gà thì gà mái có đôi nhiễm sắc thể giới tính là ZW, còn gà trống có đôi nhiễm sắc thể giới tính là ZZ.

+ Kiểu xác định giới tính 2n - n (con cái → 2n, con đực → n):

Kiểu xác định giới tính này quan sát thấy ở một số sâu bọ sống thành xã hội mà điển hình là ong mật. Ong mật có tổ chức xã hội rất phức tạp cả về tổ chức phân công lao động và tập tính sinh hoạt cũng như sinh sản. Trong một tổ ong, có khi đông đến hàng vạn con, thường có 3 loại cá thể: ong chúa, ong thợ và ong đực. Ong chúa chỉ có một con có kích thước rất lớn sống trong một ô riêng như cung điện được các ong thợ cung phụng nuôi dưỡng bằng thức ăn đặc biệt "sữa ong chúa" rất bổ béo. Ong đực có nhiều cá thể sống quanh quẩn trong tổ, không lao động, được các ong thợ nuôi dưỡng, và chỉ làm nhiệm vụ giao hợp với ong chúa, cung cấp tinh trùng trong cuộc "bay ân ái". Ong thợ là những con ong cái, chiếm đa số nhưng không sinh sản. Chúng là đội quân lao động kiếm thức ăn, xây tổ, nuôi dưỡng ong chúa và ong đực, làm vệ sinh, bảo vệ tổ và bảo vệ toàn đàn ong tồn tại. Con đực được phát triển từ trứng đơn bội không thụ tinh, có bộ nhiễm sắc thể n, còn ong thợ và ong chúa là ong cái được phát triển từ các trứng thụ tinh, có bộ nhiễm sắc thể 2n. Ong thợ tuy là ong cái nhưng bất thụ, không sinh sản. Nhiệm vụ đẻ trứng là của ong chúa. Sự điều chỉnh tỷ lệ giới trong quần thể là do ong chúa.

Đến mùa sinh sản, trong một ngày nắng đẹp, ong chúa rời tổ bay cao kéo theo một đàn ong đực. Ong đực giao hợp với ong chúa cuồng loạn đến mức trao gửi cả cơ quan sinh dục cho ong chúa. Tinh trùng được trút vào trong một túi chứa tinh của ong chúa. Những chàng rể sau cuộc truy hoan bị mất cơ quan sinh dục đều lăn ra chết ráo. Tinh trùng được tích trữ lâu đến vài năm trong túi chứa tinh của ong chúa. Ong chúa trở về tổ mang theo trong mình cả cơ quan sinh dục của ong đực. Các nàng ong thợ vội vã rút bỏ của quý của ong đực khỏi cơ thể ong chúa. Ong chúa từ đó đẻ trứng. Khi ong chúa đẻ trứng, nếu trứng được thụ tinh bởi tinh trùng từ túi chứa tinh sẽ phát triển thành ong cái 2n còn khi ong chúa đẻ trứng không được thụ tinh thì trứng đơn bội sẽ phát triển thành ong đực n (trường hợp trứng phát triển không cần thụ tinh được gọi là trinh sản - parthenogenesis). Ong chúa điều khiển sự sinh sản rất nhiều ong cái thợ bất thụ và sinh sản ít ong đực tuy có bộ nhiễm sắc thể đơn bội nhưng hữu thụ, nghĩa là có khả năng giao hợp cung cấp tinh trùng cho ong chúa. Qua giảm phân các noãn bào của ong chúa phân chia tạo nên trứng đơn bội. Đối với ong đực, tinh bào không giảm phân mà thông qua nguyên phân để tạo nên tinh trùng đơn bội.

Ong chúa được phát triển từ ấu trùng cái được nuôi dưỡng bằng thức ăn đặc biệt (sữa ong chúa) nên có kích thước lớn hơn và có khả năng sinh sản. Mỗi quần thể (tổ ong) thường chỉ có một ong chúa và chỉ khi san đàn thì ong chúa mới được tạo ra từ ấu trùng cái do sự nuôi dưỡng đặc biệt của ong thợ. Tìm hiểu tổ chức và sinh sản của ong mật không chỉ có tầm quan trọng đối với Sinh học mà còn có tầm quan trọng đối với nghề chăn nuôi ong vì ong cho các sản phẩm quý như mật ong, sữa ong chúa bổ dưỡng và ong còn có vai trò thụ phấn cho cây trồng.

– Sự bù liều của các gen liên kết X:

Các nhà di truyền học đã phát hiện một hiện tượng lý thú đối với cặp NST giới tính, đó là sự bù liều của NST X. Đối với cơ thể sinh sản hữu tính, con đực cũng như con cái, mỗi gen đều có 2 bản (gen - alen) định vị trong 2 nhiễm sắc thể tương đồng. Nhưng đối với nhiễm sắc thể giới tính, ở con cái có 2X, còn ở con đực chỉ có 1X, nghĩa là ở con cái các gen trong X đều có alen tương ứng, còn ở con đực các gen trong X không có alen tương ứng. Để bù đắp cho sự thiếu hụt này có cơ chế bù liều (dosage compensation) thuộc 2 kiểu khác nhau: (1) bất hoạt của một nhiễm sắc thể X ở con cái (quan sát thấy ở động vật có vú), (2) tăng cường hoạt động của nhiễm sắc thể X ở con đực (quan sát thấy ở ruồi quả).

Như vậy giới tính tuy được quyết định bởi gen và nhiễm sắc thể, nhưng tính trạng giới tính (dù đó là tính trạng sinh dục nguyên phát hay thứ phát) cũng giống như bất kỳ tính trạng nào của cơ thể đều được hình thành trong quá trình phát triển phôi thai dưới sự kiểm soát của môi trường phát triển.

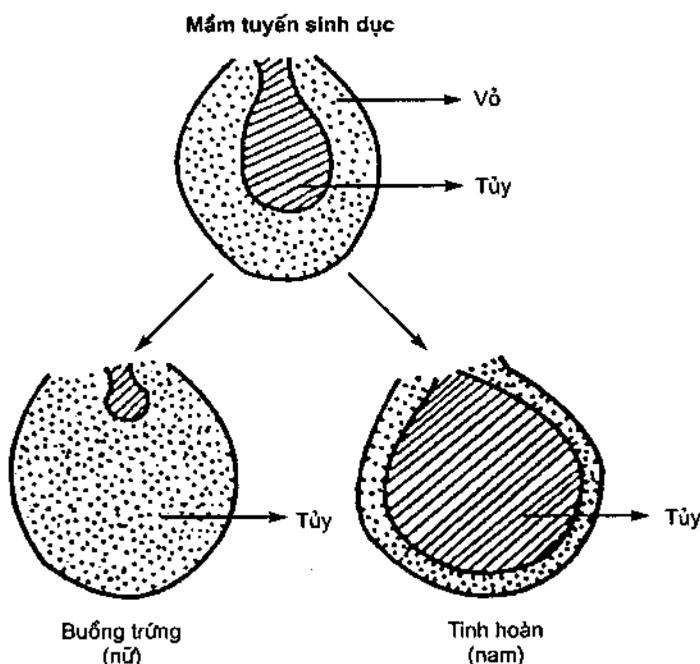
– Sự hình thành mầm tuyến sinh dục:

Trong quá trình phát triển phôi, các tế bào dòng sinh dục được phân hóa và tập trung tạo nên khối tế bào mầm ở vùng sẽ hình thành tuyến sinh dục tương lai. Khối tế bào mầm hoàn toàn giống nhau ở nam cũng như ở nữ, gồm phần tủy ở phía trong và phần vỏ bao quanh.

Trong sự phát triển về sau, tùy thuộc vào sự phân hóa giới tính mà mầm tuyến sinh dục sẽ phân hóa khác nhau. Đối với giới tính nữ (có kiểu gen XX), phần tủy sẽ bị thoái hóa, còn phần vỏ phát triển cho ra buồng trứng. Đối với giới tính nam (có kiểu gen XY), phần vỏ sẽ bị thoái hóa, còn phần tủy phát triển cho ra tinh hoàn. Nhân tố nào quyết định sự phân hóa tinh hoàn hay buồng trứng, tức là quyết định giới tính nam hay giới tính nữ (hình 8.2).

– Nhiễm sắc thể giới tính và tỷ lệ giới:

Như phần trên ta đã thấy rõ là các gen có liên quan đến xác định giới tính rất đa dạng và phức tạp và ở các loài khác nhau là không giống nhau. Đối với con người, kiểu xác định giới tính là: ở nữ giới có cặp NST giới XX và ở nam giới có cặp NST giới là XY.



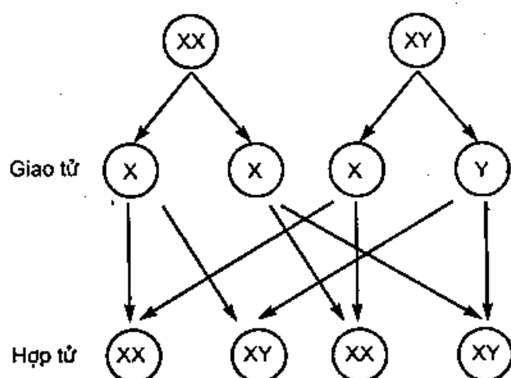
Hình 8.2. **Phân hóa của mầm tuyến sinh dục ở nam và ở nữ**

Qua giảm phân, cặp NST giới tính cũng như các cặp NST thường đều phân ly về giao tử. Đối với nữ giới, tất cả các trứng đơn bội n sẽ có bộ NST là 22 + X. Đối với nam giới thì tinh trùng chứa NST đơn bội khác nhau: một loại tinh trùng chứa bộ NST gồm 22 + X và một loại tinh trùng khác chứa 22 + Y. Khi thụ tinh có 2 khả năng xảy ra:

(1) Nếu tinh trùng mang X kết hợp với trứng (mang X) sẽ cho ra hợp tử mang XX và tương lai sẽ cho ra nữ giới.

(2) Nếu tinh trùng mang Y kết hợp với trứng (mang X) sẽ cho ra hợp tử mang XY và tương lai sẽ cho ra nam giới.

Như vậy theo xác suất sẽ có 50% nữ và 50% nam (hình 8.3) được sinh ra.



Hình 8.3. **Cơ sở NST của sự tạo thành giới tính: nữ XX và nam XY**

Trong thực tế, tỷ lệ nam nữ trong các quốc gia, các dân tộc trên toàn thế giới chỉ xấp xỉ 50% bởi

vì tuy hợp tử mang XX và hợp tử mang XY là theo tỷ lệ 50%, nhưng để hợp tử phát triển thành cá thể mang giới tính còn tùy thuộc vào sự phát triển phôi thai và cuộc sống sau khi sinh. Theo thống kê người ta thấy rằng, trong quá trình phát triển phôi thai trong bụng mẹ thì thai nữ chết nhiều hơn thai nam, do đó khi các em bé sinh ra tỷ lệ bé trai nhiều hơn bé gái (theo thống kê cho thấy trẻ sơ sinh có tỷ lệ nam/nữ là 1,04/1), nhưng ngược lại trong đời sống cá thể thì các cụ bà thường có tuổi thọ dài hơn các cụ ông, cho nên tỷ lệ dân số nam nữ nhiều hơn nghiêng về nữ giới. Điều đặc biệt là tỷ lệ nam nữ trong quần thể có tỷ lệ chênh lệch nhưng thường không quá mức trung bình quy định cho từng loài. *Ví dụ* đối với loài người là xấp xỉ 50% thì dù có nguyên nhân nào đó gây ảnh hưởng đến tỷ lệ giới thì quần thể có cơ chế điều chỉnh để giữ cân bằng tỷ lệ giới. Qua chiến tranh hàng mấy chục năm, nam giới chết nhiều hơn nữ giới nhưng kết quả điều tra dân số cho thấy tỷ lệ nam nữ vẫn không thay đổi nhiều. Đó là do quần thể đã điều chỉnh bằng cách tỷ lệ sinh bé trai nhiều hơn bé gái! Đối với các quần thể động vật cũng vậy. *Ví dụ* với loài cá, tỷ lệ đực cái trong quần thể tự nhiên là 1 con đực cho 10 con cái (tỷ lệ đực/cái là 1/10). Nếu ta nuôi 5 con cá đực với 10 con cá cái trong một bể nuôi thì sau một thời gian, tỷ lệ đực/ cái sẽ được điều chỉnh về tỷ lệ 1/10, đó là do số cá cái được sinh ra nhiều hơn cá đực. Ngược lại, nếu ta nuôi 1 cá đực với 30 cá cái thì sau một thời gian tỷ lệ đực/cái vẫn được điều chỉnh về 1/10 bởi vì trong trường hợp này số cá đực được sinh ra lại chiếm tỷ lệ nhiều hơn để đạt được cân bằng 1/10. Điều kỳ lạ và lý thú là cá đực hình như biết được tỷ lệ sai lệch đực/cái trong quần thể nên đã tiết ra một chất đặc biệt vào môi trường nước có tác động hướng cho phôi phát triển theo hướng đực, hoặc hướng cái cần thiết để cân bằng lại tỷ lệ đực/ cái cho đúng với đặc trưng của loài. Thế thì đối với các động vật và con người sống trong môi trường trên cạn có tuân theo cơ chế điều chỉnh như thế không? Người phụ nữ có chửa trong thời gian chiến tranh có phải đã có ý thức ta phải sinh bé trai để điều chỉnh cân bằng lại tỷ lệ giới bù cho nam giới chết trận không? Chắc là không? Theo cơ chế nào vậy? Đó là vấn đề thách thức đối với các nhà nhân chủng học. Nhưng các nhà phôi thai học thì nhận thức được một điều khoa học là: giới tính không chỉ có NST và gen quy định mà còn được quy định bởi nhiều nhân tố có ở trong bản thân cơ thể và cả của môi trường trong đó phôi thai và cá thể trưởng thành sinh dục được hình thành.

Khi đề cập đến NST và gen xác định giới tính ta xem xét các trường hợp các bệnh có liên quan đến NST giới tính để thấy rõ vai trò của di truyền trong xác định giới tính.

– Các bệnh liên quan đến nhiễm sắc thể giới tính:

Các sai lệch về số lượng và cấu trúc NST có thể xảy ra đối với các

nhiễm sắc thể giới tính X và Y và đều là nguyên nhân của nhiều bệnh như bệnh Klinefelter, bệnh Turner, bệnh siêu nam, siêu nữ, v.v...

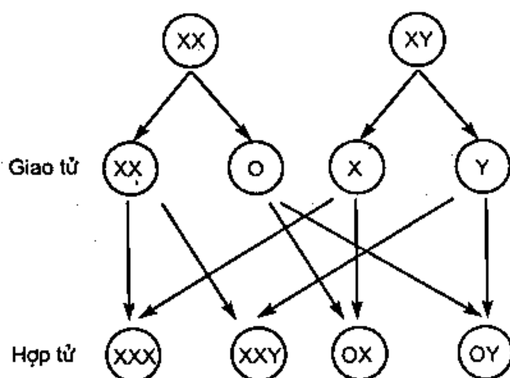
Bệnh Klinefelter được phát hiện và mô tả từ những năm 1942 bởi bác sĩ Klinefelter (nên bệnh được gọi theo tên ông). Nam giới bị bệnh Klinefelter không có dị dạng quan trọng nên khi mới sinh rất khó phát hiện, chỉ đến tuổi dậy thì mới thể hiện các dị dạng như tinh hoàn bị teo, mềm nhũn bóp không đau, dương vật bé. Giới tính nam kém phát triển, không có râu, lông mu rất ít, khổ người cao, tay chân dài, tình dục giảm. Năm 1959, Jacobs phát hiện ra cơ sở sai lệch nhiễm sắc thể của bệnh là do sai lệch NST theo kiểu *thể ba* XXY. Về sau các nhà di truyền học đã phát hiện nhiều dạng sai lệch NST khác ở nam giới: nếu tăng thêm Y (XYY) sẽ bị bệnh siêu nam, đều vô sinh.

Còn đối với phái nữ thì sao? Năm 1938, Turner phát hiện ra bệnh được gọi theo tên ông: bệnh Turner ở nữ giới, thể hiện lâm sàng ở các triệu chứng rất đa dạng từ nhẹ đến nặng như người thấp chậm lớn, có nhiều dị dạng về khuôn mặt, mắt, cằm. Buồng trứng kém phát triển, không mọc lông mu lông nách, tuyến vú không phát triển. Đôi khi có dấu hiệu nam hóa. Đa số nữ bị bệnh Turner tuy có tuổi thọ bình thường nhưng vô sinh. Một số ít thể bệnh nhẹ có thể có con. Tần số bệnh gặp khoảng 4/10000.

Năm 1959, Ford và cộng sự đã phát hiện ra sai lệch nhiễm sắc thể của bệnh: kiểu *thể một* ở nhiễm sắc thể giới tính. Công thức sai lệch là: 2n = 45, XO. Như vậy bệnh nhân thiếu đi một nhiễm sắc thể X trong bộ nhiễm sắc thể. Xét nghiệm về thể Barr, họ không có.

Người ta cũng đã phát hiện nhiều trường hợp siêu nữ có sai lệch nhiễm sắc thể ở dạng thừa X như: thể ba X (XXX), hoặc thể bốn X (XXXX). Họ đều dị dạng và vô sinh.

Người ta đã hiểu rõ cơ chế tế bào của các hiện tượng sai lệch nhiễm sắc thể giới tính nêu trên là do trong quá trình giảm phân để tạo giao tử, xảy ra sự phân ly không đồng đều của các cặp NST giới tính. Bình thường cặp XX sẽ phân ly cân bằng, mỗi X về một trứng; cặp XY phân ly cân bằng X về một tinh trùng và Y về một tinh trùng kia. Khi do một nguyên nhân nào đó, *ví dụ* tuổi mang thai của mẹ quá cao, trên 35 tuổi, sự phân ly bị rối loạn dẫn



***Hình 8.4.* Sơ đồ về sai lệch trong phân ly của các cặp NST giới tính XX qua giảm phân**

đến một trứng nhận được XX còn trứng kia không có X. Khi thụ tinh, trứng XX kết hợp với tinh trùng Y sẽ cho ra hợp tử XXY dẫn đến bệnh Klinefelter, còn trứng không có X kết hợp với tinh trùng X sẽ cho ra hợp tử XO dẫn đến bệnh Turner như ta đã xem xét ở phần trên (hình 8.4).

– Sinh đôi khác trứng và sinh đôi cùng trứng:

Bình thường phụ nữ chỉ rụng một lần một trứng và trứng được thụ tinh cho ra một thai. Nhưng cũng có trường hợp có thể có 2 hoặc 3 trứng cùng chín và cùng rụng rơi vào ống dẫn trứng và đều được thụ tinh cho ra 2 (hoặc 3, v.v...) hợp tử và sẽ phát triển thành 2 (hoặc 3, v.v...) thai nhi. Đó là trường hợp sinh đôi khác trứng, cũng tương tự như anh, chị em sinh khác lần, có thể là nam hay nữ tùy cơ cấu của hợp tử khi được tạo thành (nếu XX là nữ, nếu XY là nam).

Trong trường hợp sinh đôi cùng trứng thì khác hẳn: chỉ có một trứng rụng ra được thụ tinh tạo thành một hợp tử, hợp tử phân đôi cho ra 2 tế bào, mỗi tế bào con lại phân đôi cho ra bốn tế bào, nhưng do một nguyên nhân nào đó, các tế bào này không liên kết với nhau như trường hợp bình thường (cho ra phôi đa bào → phôi dâu → phôi vị...) mà chúng lại tách ra thành 2 (hoặc thành 4 tế bào riêng rẽ, mỗi tế bào trở thành hợp tử và tiếp tục phát triển thành thai nhi riêng rẽ. Đó là trường hợp sinh đôi (sinh 3, sinh 4, v.v...) cùng trứng. Về mặt di truyền chúng hoàn toàn giống nhau bởi vì chúng đều là hậu duệ của hợp tử đầu tiên, do đó cả 2 (hoặc 3, 4, v.v...) trẻ sinh ra đều có cùng giới tính như nhau, *ví dụ* hợp tử đầu tiên là XX thì tất các em bé đều là gái, nếu hợp tử đầu tiên là XY thì tất cả các em sinh ra đều là trai. Hiện tượng sinh đôi cùng trứng có cùng giới tính chứng tỏ rằng giới tính được xác định bởi NST.

– Hiện tượng lưỡng thể đực - cái (gynandromorphisme):

Là trường hợp cơ thể có cấu tạo khảm gồm một phần là giới tính đực, một phần là giới tính cái, hoặc 1/2 cơ thể là đực và 1/2 kia là cái. Hiện tượng lưỡng thể đực - cái quan sát thấy ở nhiều loài sâu bọ, nhất là ruồi quả, các loài bướm, loài chim (khướu, trĩ). Nghiên cứu cho thấy phần cơ thể có giới tính đực có chứa các tế bào mang NST giới tính đực XY, còn phần cơ thể có giới tính cái chứa các tế bào mang NST giới tính cái XX. Điều đó cũng chứng tỏ rằng, giới tính được quy định bởi NST giới tính.

Cơ quan sinh dục nguyên phát gồm có tuyến sinh dục và các phần phụ như ống dẫn sinh dục, các tuyến phụ, v.v..., đó cũng là chỉ tiêu giải phẫu để phân biệt giới tính nam, nữ. Ở nam giới có tinh hoàn, ống dẫn tinh, dương vật, các tuyến tinh dịch, tuyến tiền liệt, tuyến cooper. Ở nữ giới có buồng trứng, ống dẫn trứng, dạ con, âm đạo, âm hộ, v.v... Cơ quan sinh dục được hình thành trong giai đoạn phát triển phôi thai.

– Cơ quan sinh dục nguyên phát do gen quy định:

Như phần trên ta đã nghiên cứu sự hình thành tinh hoàn ở nam và buồng trứng ở nữ từ khối mầm sinh dục. Nếu kiểu gen là XX, phần vỏ mầm sinh dục sẽ phát triển thành buồng trứng còn phần tủy bị thoái hóa. Ngược lại nếu kiểu gen là XY thì phần vỏ thoái hóa, phần tủy phát triển thành tinh hoàn. Tuy cơ chế điều chỉnh này là vô cùng phức tạp, nhưng người ta đã chứng minh rằng có sự tương tác giữa gen SRY trong nhiễm sắc thể Y với các gen DAX1 trong nhiễm sắc thể X với các gen khác nhau nằm trong nhiễm sắc thể thường để định hướng cho sự phát triển XX → buồng trứng và XY → tinh hoàn.

Như vậy chúng ta thấy tính trạng liên kết giới tính là do gen nằm trong NST giới tính chi phối (trong X hoặc trong Y), còn tính trạng để phân biệt nam giới khác với nữ giới (được gọi là tính trạng liên quan đến phân hóa giới tính, kể cả tính trạng sinh dục nguyên phát và thứ phát) là do các gen không chỉ nằm trong NST giới tính mà còn do các gen nằm trong NST thường chi phối.

Trong phôi khi tuyến sinh dục chưa được tạo thành, tồn tại cả 2 loại ống dẫn sinh dục sơ phát là ống Mule và ống Vonfơ. Nếu ở nam, tinh hoàn được hình thành thì ống Mule bị thoái hóa, còn ống Vonfơ sẽ phát triển thành ống dẫn tinh. Ngược lại ở nữ, khi buồng trứng được tạo thành thì ống Vonfơ bị thoái hóa, còn ống Mule sẽ phát triển thành các phần của ống dẫn trứng, dạ con, âm đạo.

b) Phân hóa giới tính do hoocmon và môi trường phát triển quy định

– Hiện tượng cận sinh (free - martin):

Các nhà chăn nuôi bò thường quan sát thấy hiện tượng khi bò đẻ sinh đôi ra 2 bê con trong đó có một bê cái và một bê đực, chúng được dính thông với nhau qua một mạch máu chung.

Như vậy máu của thai này chảy thông sang máu của thai kia. Người ta thấy rằng con bê cái bị biến đổi sâu sắc, thể hiện ở chỗ: trong cơ quan sinh dục nguyên phát có nhiều tính hướng về đực, *ví dụ* như có ống sinh tinh, mào tinh và ống dẫn tinh. Trong lúc đó buồng trứng và ống dẫn trứng bị ức chế, tuy rằng các tính trạng như tuyến vú, cơ quan sinh dục ngoài vẫn là bê cái.

Ngay từ năm 1916, ông Lillie đã cho rằng, do máu thông nhau nên chất hoocmon đực đã sang phôi cái và tác động đực hóa phôi cái. Về sau nhiều thực nghiệm trên ếch, chuột đã chứng minh rằng, hoocmon sinh dục đóng vai trò định hướng cho sự phát triển của cơ quan sinh dục nguyên phát, trong đó hoocmon sinh dục đực thường có tính trội và ức chế mạnh sự phát triển buồng trứng và ống dẫn trứng.

– Tác động của hoocmon:

Qua quá trình phát triển phôi mầm tuyến sinh dục ở nam và ở nữ là có cấu tạo giống nhau (hình 8.1). Dưới tác động của hoocmon testosteron, phần tủy của mầm tuyến sẽ phát triển thành tinh hoàn, còn phần vỏ sẽ thoái hóa. Ngược lại hoocmon estrogen tác động phát triển phần vỏ của mầm tuyến hình thành buồng trứng, còn phần tủy sẽ thoái hóa. Vai trò của hoocmon trong xác định giới tính sẽ được trình bày kỹ ở phần sau.

– Tác động của điều kiện môi trường:

Sự tác động của các yếu tố môi trường gây ảnh hưởng lên sự phân hóa tinh hoàn và buồng trứng thấy rõ nhất ở các động vật không xương sống và một số động vật có xương sống bậc thấp như lưỡng cư, bò sát. Các yếu tố của môi trường như điều kiện dinh dưỡng, nhiệt độ, v.v... đều có thể gây ảnh hưởng lên sự phát triển chuyển đổi giới tính ở cá, ếch, cóc, thằn lằn, rùa, v.v... Đối với động vật có vú và con người, tác động của các yếu tố độc hại của môi trường thường gây nên các sai lệch về giới tính cũng như gây độc hại cho phôi và gây quái thai.

– Sự hình thành của các tính trạng sinh dục thứ phát:

Hiện tượng thiến và hoạn:

Để nghiên cứu ảnh hưởng của tuyến sinh dục đến sự phát triển các tính trạng sinh dục thứ phát, các nhà thực nghiệm sử dụng phương pháp thiến và hoạn, tức là cắt bỏ tinh hoàn ở con đực hoặc trứng ở con cái. Nhiều thí nghiệm đối với gà, chuột, thỏ, chuột lang, mèo, chó đều chứng tỏ rằng tuyến sinh dục quyết định sự hình thành các tính trạng sinh dục thứ phát.

Nhân dân ta cũng như các nhà chăn nuôi gà đều sử dụng biện pháp thiến gà trống để vỗ béo gà. Thiến gà trống non sẽ tạo nên con gà thiến: mào, mồng, ụ thịt đều rất bé, không gáy, chỉ kêu cục cục như gà mái, không đạp mái, hiền lành chậm chạp, thịt tích nhiều mỡ mềm. Tuy nhiên bộ lông vẫn là bộ lông gà trống và gà thiến vẫn có cựa.

Nếu gà mái non bị cắt bỏ cả hai buồng trứng thì thành gà mái thiến có một số đặc điểm của gà trống thiến như có lông đẹp và mọc cựa như gà trống. Các nhà điểu học cho biết là ở gà cũng như ở chim, buồng trứng phải bị teo để giảm khối lượng (thích nghi với sự bay) và chỉ có buồng trứng trái là phát triển. Nếu ta chỉ cắt bỏ buồng trứng trái, gà cũng bị thiến và hóa trống như trường hợp bị cắt cả 2 buồng trứng, nhưng sau một thời gian nó được mái hóa trở lại vì buồng trứng phải đã tăng cường phát triển bù lại cho buồng trứng trái bị cắt bỏ. Bằng thực nghiệm ghép tinh hoàn hay buồng trứng cho gà bị thiến cũng như gà khác giới cho thấy tuyến sinh dục đã gây ảnh hưởng lên sự phân hóa giới tính và nhân tố tác động chính là hoocmon

sinh dục. Hoocmon đặc biệt gây ảnh hưởng mạnh lên bộ lông, là đặc điểm nổi bật và dễ phân biệt giới tính nhất. Cũng vì vậy các nhà nội tiết học đã sử dụng bộ lông để làm test chỉ thị cho tính chất của hoocmon. Dùng con gà trống thiến và đem nhổ một vùng lông nào đó của nó. Lông sẽ mọc lại ở phần đó và lông vẫn có kiểu trống. Nếu ta tiêm cho gà thiến một liều hoocmon mái (tự nhiên hoặc tổng hợp) cho gà thiến bị nhổ lông thì lông ở vùng đó vẫn được mọc lại nhưng có lông kiểu gà mái. *Ví dụ* đối với gà trống Lơgo có màu trắng, nếu bị nhổ một vùng lông và tiêm cho chúng estrogen của gà mái lông màu thì vùng lông mọc lại là lông màu kiểu mái. Những thí nghiệm xảy ra đối với gà đều đúng khi thí nghiệm với các gia cầm và chim khác như vịt, gà tây, trĩ và chim sẻ, v.v... Nhiều thí nghiệm lý thú được thực hiện đối với chim sẻ Châu Phi *Pyromelana franciscana*, là loài có đặc điểm khi chưa đến mùa sinh sản thì con sẻ trống có màu lông xỉn và mỏ trắng như chim sẻ mái, nhưng đến mùa sinh sản mỏ của chúng biến sang màu đen, còn lông biến sang màu vàng và đỏ rất đẹp ("bộ lông cưới"). Nếu ta cắt bỏ tinh hoàn của sẻ trống ở mùa không sinh sản thì khi đến mùa sinh sản mỏ chúng không biến đổi thành đen, nhưng bộ lông vẫn biến thành "bộ lông cưới". Điều đó chứng tỏ tinh hoàn không gây ảnh hưởng đến bộ lông (cũng giống như gà trống thiến vẫn có bộ lông gà trống thường). Nhiều thí nghiệm đã chứng minh là hoocmon tuyến yên đã gây ảnh hưởng đến bộ lông. Nếu đem tiêm hoocmon tuyến yên cho sẻ trống bình thường hay sẻ trống bị thiến, người ta thấy bộ lông của chúng sẽ biến đổi thành "bộ lông cưới" khi mùa sinh sản đến.

Trong nghề chăn nuôi, thiến lợn cũng là một biện pháp để tăng trọng cho lợn trong thời gian ngắn nhất với đơn vị thức ăn tiêu phí ít nhất.

Các bạn yêu thích phim Trung Quốc hay Hàn Quốc đều gặp nhân vật "quan thái giám" có nhiệm vụ hầu vua, hầu thái hậu, v.v... đều là hoạn quan bị thiến tinh hoàn. Tại nước Ý trước thế kỷ XXI, trong các dàn đồng ca của Nhà Thờ, các ca sĩ có giọng nam cao đều bị thiến để duy trì giọng, bởi vì đến tuổi dậy thì giọng sẽ trở nên trầm. Nhiều đàn ông mắc bệnh (quai bị) thường bị teo tinh hoàn. Đàn ông bị hoạn thiến, hoặc bị teo tinh hoàn đều có nhiều biến đổi như có nước da nhợt nhạt ít sắc tố, mặt béo phì, tóc dày nhưng không có râu. Dương vật, tuyến tiền liệt và các tuyến phụ khác bị thoái hóa. Giọng nói thanh, người cao, chi dưới rất dài. Phụ nữ bị bệnh viêm buồng trứng và bị cắt bỏ buồng trứng cũng có nhiều biến đổi như mất chu kỳ kinh nguyệt, bộ máy sinh dục thoái hóa.

Tuy nhiên hoạt động của hệ gen và hệ hoocmon đều có liên quan đến điều kiện môi trường trong đó sinh vật sống và phát triển. Đối với một số

loài, áp lực của môi trường sống quy định việc xác định giới tính lấn át cả quy định của hệ gen.

– Chúng ta xem xét một số trường hợp chuyển đổi giới tính sau đây:

+ Chuyển đổi giới tính theo tuổi trưởng thành:

Nhiều loài động vật, giới tính tuy đã được mã hóa trong nhiễm sắc thể và hệ gen, nhưng trong môi trường sống nhất định, hoặc bị biến đổi thì giới tính cũng bị chuyển đổi. *Ví dụ*: Đối với cá miệng tròn lúc còn nhỏ chưa phân biệt giới tính, chúng là lưỡng tính có cả tinh hoàn và buồng trứng, nhưng khi lớn lên đến tuổi trưởng thành sinh dục thì mới phân hóa đực (có tinh hoàn), hoặc cái (có buồng trứng). Đặc biệt ở các loài cá cảnh thường có hiện tượng chuyển giới. Đối với loài cá kiếm, con cái khi trở về già nó bị đực hóa mang kiếm giống như cá đực. Trong các loài chim thì chim trĩ cái về già ngừng đẻ trứng có bộ lông biến đổi trống hóa. Đối với ếch, có loài ban đầu tất cả là ếch cái, về sau khoảng 50% sẽ biến đổi thành ếch đực.

Các nhà phôi sinh học đã tiến hành nhiều thực nghiệm lý thú lên sự chuyển đổi giới tính ở ếch nhái.

Đối với cóc, con đực có hai tinh hoàn và hai ống dẫn tinh điển hình, nhưng người ta còn quan sát thấy đính trên tinh hoàn có hai thể Bidder (do ông Bidder phát hiện). Hai thể Bidder thực chất là hai buồng trứng bé với hai ống Mule (ống dẫn trứng) bé. Bình thường buồng trứng bị ức chế không hoạt động. Nếu cắt bỏ hai tinh hoàn ở con đực, hai thể Bidder sẽ phát triển thành hai buồng trứng thực sự với hai ống dẫn trứng dài, to ra. Trong khoảng 2 - 4 năm, con đực hóa cái này cũng giao phối và đẻ trứng. Như vậy, người ta đã biến đổi một con cóc đực về mặt di truyền thành con cóc cái về mặt sinh lý. Về phương diện gen và nhiễm sắc thể, con cái đó vẫn thuộc giới tính đực. Điều lý thú là khi cho con cóc cái này giao phối với cóc đực thì tất cả con của chúng 100% đều là cóc đực (trong lúc đó bình thường cóc cái thực sự giao phối với cóc đực sẽ cho ra 50% cóc cái và 50% cóc đực). Các nhà thực nghiệm đã sử dụng hoocmon cái estrogen tiêm cho con ếch đực loài *Xenopus laevis*, chúng đã chuyển đổi giới tính thành ếch cái.

+ Ảnh hưởng của nhiệt độ:

Nhiệt độ môi trường cũng gây ảnh hưởng đến xác định giới tính. Nếu nuôi những con nòng nọc của loài ếch *Rana sylvatica* trong môi trường 20^{0}C thì số lượng ếch đực và ếch cái là bằng nhau. Nếu nuôi ở nhiệt độ 32^{0}C thì khi biến thái đều là ếch đực, trong đó các các con cái có buồng trứng đều biến thành tinh hoàn và chúng chuyển giới thành con đực. Ngược lại nếu nuôi ở nhiệt độ 10^{0}C thì tất cả nòng nọc đều biến thái thành ếch cái.

Nhiều loài bò sát như cá sấu, rùa, giới tính được xác định bởi nhiệt độ trong đó chúng được phát triển. Nếu nhiệt độ thay đổi, giới tính của chúng

cũng thay đổi. Bình thường, trứng rùa *Emys obicularis* được ấp ở nhiệt độ 28,5^{0}C thì rùa con nở ra có tỷ lệ đực cái gần bằng nhau. Nhưng nếu cho ấp ở nhiệt độ thấp dưới 25^{0}C thì tỷ lệ rùa con nở ra đa số là đực, ngược lại nếu được ấp ở nhiệt độ cao trên 30^{0}C thì rùa con nở ra đa số lại là cái.

Nghiên cứu sâu về mặt sinh hóa, người ta thấy rằng, nhiệt độ ảnh hưởng đến phân hóa giới tính thông qua tác động của hoocmon estrogen và testosteron. Người ta đã biết được là estrogen và testosteron đều có nguồn gốc từ sự chuyển hóa của colesterol. Đầu tiên colesterol biến thành testosteron, sau đó testosteron sẽ biến thành estrogen nhờ enzym *aromataza*. Ở nhiệt độ thấp, enzym *aromataza* có hàm lượng rất ít hoặc kém hoạt động, do đó tích lũy nhiều testosteron dẫn đến phát triển tinh hoàn (nhiều con đực), ngược lại nếu ở nhiệt độ cao enzym *aromataza* có rất nhiều, hoặc tăng cường hoạt tính do đó biến đổi testosteron thành estrogen, estrogen có nhiều sẽ điều khiển phát triển buồng trứng (nhiều con cái).

Trong các chất hóa học gây ô nhiễm môi trường có nhiều chất tác động làm thay đổi giới tính của rùa và các động vật khác do đó đe dọa sự diệt chủng của chúng. Thay đổi nhiệt độ của môi trường sống cũng dẫn đến làm thay đổi tỷ lệ giới của một số loài động vật và gây ảnh hưởng xấu đến khả năng sinh sản và tồn vong của các loài đó.

+ Ảnh hưởng của điều kiện dinh dưỡng:

Điều kiện dinh dưỡng cũng gây ảnh hưởng đến xác định giới tính. *Ví dụ* ở loài giun biển *Bonellia*, khi trứng nở thành ấu trùng sống tự do trong nước biển nhiều thức ăn, chúng sẽ phát triển thành con cái, nếu chúng sống ký sinh trong vòi giun cái sẽ phát triển thành con đực. Đều lý thú là nếu ta đem con ấu trùng sống ký sinh ở con cái và cho nó sống tự do trong nước biển chúng sẽ biến thành con cái.

Đối với một số loài cá, cá cái con nở ra trước và sống dinh dưỡng trong thời gian dài, có kích thước lớn; còn cá đực con nở chậm hơn, thời gian dinh dưỡng ngắn, kích thước bé. Tỷ lệ đực cái còn thay đổi theo mối quan hệ giao phối giữa con đực và con cái. Nếu trong quần thể, tỷ lệ con cái rất ít, con đực quá nhiều thì một số con đực sẽ biến đổi thành con cái (và ngược lại) để cân bằng tỷ lệ giới vốn có của loài.

8.2.2. Chu kỳ sinh sản và các hình thức sinh sản hữu tính

a) Chu kỳ sinh sản

Đối với động vật thì hình thức sinh sản hữu tính là chủ yếu và rất đa dạng thể hiện không chỉ ở sự phân hóa giới tính mà cả ở chu kỳ sinh sản thay đổi theo điều kiện môi trường, đặc biệt là theo mùa. Sự sinh sản theo mùa tạo điều kiện cho động vật sinh sản thích nghi với điều kiện thuận lợi

của môi trường về thức ăn và năng lượng cũng như điều kiện thuận lợi cho sự tồn tại và phát triển của đàn con. *Ví dụ*, đa số động vật sinh sản vào cuối mùa đông để lợi dụng điều kiện thuận lợi của mùa xuân. Thường các động vật sống trong những điều kiện môi trường ít thay đổi, *ví dụ* như vùng nhiệt đới hoặc đại dương chỉ sinh sản trong một thời gian nhất định của năm. Chu kỳ sinh sản của động vật được kiểm tra bởi các nhân tố hoocmon cũng như nhân tố môi trường, bao gồm nhiệt độ theo mùa, lượng mưa, độ dài ngày và chu kỳ mặt trăng.

Động vật có thể sinh sản bằng phương thức vô tính hoặc hữu tính, hoặc luân phiên giữa hai phương thức này. Một số luân trùng, giáp xác nước ngọt, cũng như một số loài ong, con cái có thể sinh sản bằng hai phương thức tùy thuộc vào điều kiện môi trường.

b) Sự trinh sản (parthenogenesis)

Sự trinh sản là quá trình sinh sản trong đó trứng phát triển không có sự thụ tinh. Những cơ thể đơn bội được sinh ra từ trinh sản sẽ sản sinh giao tử không qua giảm phân. Trong trường hợp giáp xác *Daphnia*, sự sinh sản chuyển từ hữu tính sang vô tính tùy theo mùa. Sự sinh sản vô tính xảy ra khi điều kiện thuận lợi, còn sinh sản hữu tính xảy ra khi môi trường bất lợi.

Sự trinh sản có vai trò trong tổ chức xã hội của một số loài ong và kiến. Những con ong đực thường được sinh ra bằng phương thức trinh sản, ngược lại, ong thợ và ong chúa được sinh ra qua trứng thụ tinh. Đối với động vật có xương sống, *ví dụ* một số loài cá, lưỡng cư và bò sát sinh sản bằng phương thức trinh sản bao gồm sự nhân đôi nhiễm sắc thể sau giảm phân để tạo nên những "hợp tử" lưỡng bội. *Ví dụ*, có khoảng 15 loài thằn lằn thuộc chi *Cnemidophorus* sinh sản chủ yếu bằng trinh sản. Trong những loài này không có con đực, nhưng những con thằn lằn cái bắt chước kiểu tập tính giao phối đặc trưng của những loài thằn lằn sinh sản hữu tính thuộc cùng chi với chúng. Trong thời gian động dục, một con thằn lằn cái đóng vai trò thằn lằn đực trong cặp giao phối. Chúng có thể thay đổi vai trò hai hoặc ba lần trong mùa giao phối. Tập tính cái thể hiện ở chỗ rụng trứng, khi hàm lượng hoocmon estrogen trong con cái tăng cao, và tập tính đực xuất hiện sau rụng trứng khi hàm lượng estrogen giảm. Sự rụng trứng có khả năng xảy ra nhiều hơn khi một cá thể leo lên giao phối với một cá thể khác trong thời gian đạt đỉnh cao của chu kỳ hoocmon. Những con thằn lằn sống cô lập đẻ ít trứng hơn những con thằn lằn có cặp đôi (được kích thích sinh dục). Thật vậy, những con thằn lằn trinh sản, tiến hóa từ loài có phân hóa giới tính, cũng vẫn cần được kích thích sinh dục để sinh sản có hiệu quả tối đa.

c) Sự lưỡng tính sinh (hermaphroditism)

Sự sinh sản hữu tính đối với những động vật có đời sống tĩnh tại hay động vật ký sinh, *ví dụ* như hải miên, giun dẹt, hiếm khi tìm được cá thể

khác giới để giao phối, do đó chúng thường sinh sản bằng hình thức lưỡng tính sinh. Sinh sản lưỡng tính sinh *hermaphroditism* (là sự kết hợp tên của hai vị thần Hy Lạp là nam thần *Hermes* và nữ thần *Aphrodite*) là hình thức sinh sản, trong đó một cá thể có cả cơ quan sinh sản đực và cơ quan sinh sản cái. Mặc dù một số loài lưỡng tính là tự thụ tinh nhưng đa số loài lưỡng tính vẫn phải có sự giao phối giữa hai cá thể. Trong trường hợp này, mỗi cá thể đều cho và nhận tinh trùng, *ví dụ* điển hình là giun đất. Mỗi cá thể đều có khả năng giao phối và mỗi cuộc giao phối giữa hai cá thể lưỡng tính sẽ sinh ra số lượng con gấp hai lần so với sự giao phối đực - cái đơn tính.

Đặc biệt có hình thức *lưỡng tính sinh kế tiếp*, trong đó có sự chuyển đổi giới tính tùy theo đời sống của nó. Đối với một số loài, sự lưỡng tính kế tiếp được thể hiện đầu tiên là con cái, còn ở loài khác là con đực. *Ví dụ*, đối với nhiều loài cá sống trong hốc đá dưới nước, thì sự chuyển đổi giới tính của chúng liên quan tới độ tuổi và kích thước. *Ví dụ*, loài cá da trơn đầu xanh ở biển Caribê, lúc đầu là những con cái, về sau những con cái lớn nhất (thường là những con già nhất) sẽ chuyển đổi thành con đực. Loài cá này sống trong hang gồm một con đực và một vài con cái. Nếu con đực chết hoặc bị bắt, thì con cái lớn nhất sẽ biến thành con đực và trong một tuần lễ, cá thể đực biến đổi này sẽ sản sinh tinh trùng thay vì trứng. Trong loài này, con đực bảo vệ hang chống lại những kẻ xâm nhập, và kích thước lớn ở con đực có ưu thế sinh sản lớn hơn so với con cái bé nhỏ. Ngược lại, đối với những loài lúc đầu là con đực và sau đó chuyển thành con cái là con đực có kích thước lớn hơn. Trong trường hợp này, kích thước lớn gia tăng hiệu quả sinh sản cho con cái hơn so với khi nó là con đực. *Ví dụ*, sự sản sinh số lượng lớn các giao tử là rất quan trọng đối với những động vật sống tĩnh, *ví dụ như* các loài sò, giải phóng nhiều tinh trùng ra môi trường nước. Những con sò cái có kích thước lớn sản sinh nhiều trứng hơn so với con sò cái bé hơn. Đối với các loài sò thì sự lưỡng tính sinh kế tiếp lúc đầu là con đực.

Các chu kỳ và phương thức sinh sản đa dạng trong giới động vật là kết quả của sự tiến hóa thích nghi do chọn lọc tự nhiên.

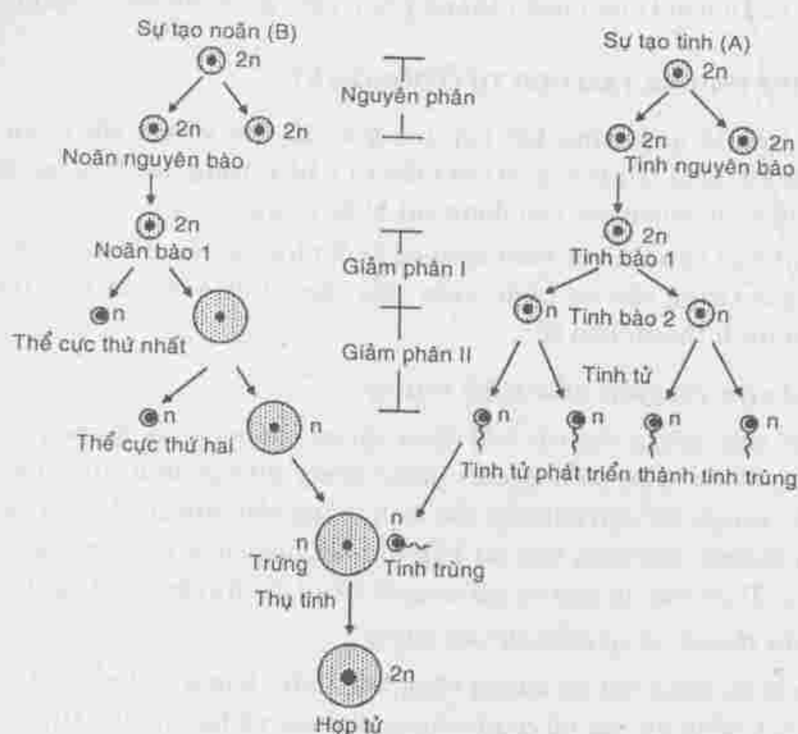
8.3. SỰ PHÁT SINH GIAO TỬ CỦA ĐỘNG VẬT

Ở động vật có xương sống, đặc biệt là động vật có vú, các giao tử được hình thành trong các cơ quan sinh dục, ở con đực là tinh hoàn (testis), ở con cái là buồng trứng (ovarium). Sự phát sinh giao tử đực gọi là sự sinh tinh (spermatogenesis), còn sự phát sinh giao tử cái gọi là sinh trứng (oogenesis).

8.3.1. Sự sinh tinh

Các tế bào sinh dục trong tinh hoàn được gọi là tinh nguyên bào sẽ phân chia nguyên nhiễm để cho ra nhiều tinh nguyên bào khác (spermatogonie).

Một số tinh nguyên bào ngừng phân chia nguyên nhiễm sau khi đã qua S và G2 trở thành các tinh bào cấp I (spermatocyte I) để đi vào phân chia giảm nhiễm. Sau phân chia giảm nhiễm I sẽ cho ra 2 tế bào đơn bội được gọi là tinh bào cấp II (spermatocyte II). Tinh bào cấp II sau khi phân chia giảm nhiễm II sẽ cho ra các tinh tử đơn bội (spermatide). Các tinh tử sẽ trải qua quá trình biến thái để hình thành tinh trùng (spermatozoide) là tế bào có đầu chứa nhân và đuôi để vận động. Như vậy tinh nguyên bào sau khi trải qua pha S có nhân chứa 2n x 2 sẽ giảm nhiễm cho ra bốn tinh trùng chứa n nhiễm sắc thể (hình 8.5A).



Hình 8.5. A. Sự sinh tinh; B. Sự sinh trứng

8.3.2. Sự sinh trứng

Các tế bào sinh dục trong buồng trứng được gọi là các noãn nguyên bào (oogonie) sẽ phân chia nguyên nhiễm để cho ra nhiều noãn nguyên bào khác. Một số noãn nguyên bào sau khi đã qua pha S và G2 sẽ trở thành noãn bào 1 (oocyte I) và sẽ đi vào phân chia giảm nhiễm I. Trong tiền kỳ I các noãn bào I sẽ lớn lên vì trong tế bào chất tổng hợp nhiều chất dinh dưỡng chuẩn bị cho sự phát triển của trứng về sau. Sau phân giảm nhiễm I, noãn bào I phân thành hai tế bào, một noãn bào cấp II (oocyte II) với nhân

đơn bội n có tế bào chất lớn và một thể cực I bé. Noãn bào cấp II sẽ đi vào phân giảm nhiễm II và sẽ cho ra hai tế bào, một noãn tử (ootide) với nhân đơn bội có tế bào chất lớn và một thể cực II. Noãn tử sẽ phân hóa thành tế bào trứng (oovum). Như vậy từ một noãn nguyên bào sẽ cho ra chỉ một tế bào trứng chín đơn bội mà thôi. Các thể cực sẽ bị thoái hóa. Đối với một số động vật có vú, tiền kỳ I kéo dài có khi đến hàng tháng hoặc nhiều năm (*ví dụ* ở người có thể kéo dài đến trên chục năm). Trong thai bé gái từ khi còn trong bụng mẹ, các noãn bào I đã đi vào tiền kỳ I và kéo dài đến khi dậy thì mới kết thúc và khi trứng rụng vào ống dẫn trứng, nếu có thụ tinh với tinh trùng thì noãn bào II mới hoàn thành phân chia giảm nhiễm II (hình 8.5B).

8.4. SỰ THỤ TINH VÀ TẠO HỢP TỬ Ở ĐỘNG VẬT

Thụ tinh là quá trình kết hợp hai giao tử đực và cái với nhau để tạo thành hợp tử. Quá trình này có thể diễn ra ở bên trong hay bên ngoài cơ thể tuỳ theo đặc điểm của các loài động vật khác nhau.

Quá trình thụ tinh có kèm theo sự khôi phục cơ cấu di truyền lưỡng bội và hoạt hóa trứng cho sự phát triển tiếp theo. Kết quả của quá trình thụ tinh là sự hình thành hợp tử.

8.4.1. Sự vận chuyển của tinh trùng

Đa số tinh trùng của các loài động vật có khả năng di chuyển trong môi trường tự nhiên (thụ tinh ngoài), hoặc trong đường sinh dục của con cái (thụ tinh trong). Sự vận chuyển của tinh trùng còn phụ thuộc vào các yếu tố như môi trường thụ tinh hay sự hấp dẫn và hoạt hóa tinh trùng cùng loài của trứng. Dưới đây là một số giả thuyết về sự di chuyển của tinh trùng:

a) Giả thuyết về sự dẫn dụ của trứng

Ở một số động vật có xương sống bậc thấp, trứng tiết ra một loại chất hóa học mà nồng độ của nó có tác dụng lôi cuốn và hướng dẫn tinh trùng tới trứng. Chẳng hạn ở cầu gai *Arbacia punctulata*, người ta đã phân lập được một peptit gồm 14 axit amin, có khả năng dẫn dụ tinh trùng cùng loài đi ngược gradient nồng độ mà nó khuếch tán trong nước biển cho đến khi gặp trứng. Tuy nhiên, các thực nghiệm chứng minh giả thuyết này còn chưa hoàn toàn thuyết phục.

b) Giả thuyết ngẫu nhiên

Theo giả thuyết này, tinh trùng chuyển động ngẫu nhiên và sự kết hợp với trứng là một sự kiện có xác suất thấp ở các động vật thụ tinh ngoài và có xác suất cao hơn ở nhóm thụ tinh trong. Như vậy, việc có nhiều tinh trùng trong một lần thụ tinh là có ý nghĩa bảo đảm tăng xác suất thụ tinh.

Môi trường bên ngoài cũng như môi trường bên trong ống sinh dục con cái thường bất lợi cho tinh trùng. Do đó, để đảm bảo cho hiệu quả của sự sinh sản, số lượng tinh trùng tham gia thụ tinh thường rất cao, nhất là với các loài động vật thụ tinh ngoài.

Ví dụ: Ở người, trong quá trình thụ tinh có hàng triệu tinh trùng bị chết trên đường đi tới trứng. Số lượng tinh trùng của một lần phóng tinh vượt quá nhiều so với số lượng trứng. Trung bình khoảng 350 triệu tinh trùng/lần (có tài liệu cho là có khoảng 400 triệu/lần hoặc hơn). Nếu nồng độ nhỏ hơn 20 triệu/cm^3, hoặc nhỏ hơn 150 triệu/lần thì khả năng thụ tinh sẽ không đảm bảo.

8.4.2. Sự tiếp xúc của tinh trùng với trứng

Sự kết hợp của tinh trùng với trứng không chỉ là để tạo nên hợp tử 2n mà là thời điểm bắt đầu của phát triển phôi. Sự xâm nhập của tinh trùng vào trứng kích thích trứng phát triển, hay nói cách khác tinh trùng có tác động hoạt hóa trứng.

a) Giả thuyết về sự đính tinh trùng vào trứng

Theo nhiều tài liệu, trứng của một số loài động vật (da gai, giun đốt, nhuyễn thể, v.v...) có một cơ chế đảm bảo cho sự đính tinh trùng vào bề mặt trứng. Bản chất hóa học là do màng keo của trứng có chứa một chất glicoprotein ở trạng thái gel với phân tử lượng khoảng 300.000Da. Chất này có khả năng kết hợp các tinh trùng của cùng loài đó, làm cho chúng dính lại với nhau hay ngưng kết lại (agglutination). Do đó, ở gần trứng hoặc trong nước chứa trứng (trường hợp thụ tinh ngoài) tinh trùng thường dính lại với nhau và đính với trứng. Thường thì tinh trùng của một loài động vật không dính vào và không xâm nhập vào trứng của loài khác.

b) Lý thuyết về sự thụ tinh

– Lý thuyết của F. Lilli:

Cách đây khoảng 50 năm, F. Lilli cho rằng: chất gây ngưng kết ferlitizin lấy ra từ "nước trứng" là một chất đa cực và mỗi khu vực của phân tử của nó chỉ liên kết với một tinh trùng. Ferlitizin chứa trong màng keo của trứng bình thường chỉ gây ngưng kết tinh trùng cùng loài, có dẫn liệu cho rằng ferlitizin cũng có ở màng sinh chất của trứng và tác động như là thụ thể của antiferlitizin - một protein axit nằm trên bề mặt tinh trùng.

Sự kết hợp ferlitizin và antiferlitizin đã đảm bảo cho tinh trùng bắt dính vào trứng và có ý nghĩa quan trọng đối với quá trình thụ tinh. Phản ứng giữa 2 phân tử được xem như kiểu phản ứng "khóa - chìa khóa" giữa kháng nguyên và kháng thể. Mặc dù giả thuyết này đã chứng minh sự tồn tại của một vài ferlitizin đặc trưng cho các loài khác nhau, nhưng những

dẫn liệu về antiferlitizin lại chưa rõ lắm. Chính vì vậy, giả thuyết về sự tương tác của hai chất ferlitizin và antiferlitizin chưa thể giải thích được triệt để hiện tượng quan trọng nhất của quá trình thụ tinh trên mọi nhóm động vật khác nhau.

– Một số giả thuyết khác:

Đa số các trứng động vật được bao quanh bởi màng vỏ ở bên ngoài màng sinh chất của trứng (màng keo của trứng cầu gai và vùng sáng của trứng động vật có vú). Do đó, khi đính vào mặt ngoài trứng, tinh trùng phải xuyên qua những màng vỏ bao quanh trứng. Phần lớn động vật, tinh trùng của chúng không được trang bị một cấu trúc đặc biệt nào để có thể đảm bảo cho nó chui qua được các màng này. Đối với một số động vật, sợi thể đỉnh của tinh trùng đủ cứng để xuyên qua các màng tới trứng.

Tinh trùng của các loài có xương sống và không xương sống khác nhau chứa các chất có thể hoà tan màng ngoài của trứng. Các chất này có bản chất là các enzym và tập trung ở thể đỉnh.

Ở động vật có vú, tinh trùng phải lách qua vài hàng tế bào của lớp hạt sát với trứng, cũng như qua vùng sáng và màng noãn hoàng. Người ta cho rằng, có thể có một enzym thuộc loại hialuronidaza chứa trong thể đỉnh đã giúp cho tinh trùng xâm nhập vào trứng bằng cách phân giải và thuỷ phân nguyên liệu gian bào gắn kết các tế bào của lớp hạt.

c) Tương tác tiếp xúc giữa trứng và tinh trùng

Sau khi tiếp xúc với màng trứng, tinh trùng bắt đầu xâm nhập vào bên trong. Vị trí trên bề mặt của trứng nơi tinh trùng chọn để xâm nhập có thể là bất kỳ, có thể là qua một nơi nhất định nào đó, hoặc là qua noãn khổng, trong trường hợp có noãn khổng.

Cơ chế xâm nhập của tinh trùng vào trứng có thể theo hai cơ chế. Trước hết đó là tác động cơ học nhờ vào các chuyển động thẳng và quay của tinh trùng. Thứ hai là cơ chế hóa học, đây là cơ chế chủ yếu diễn ra như sau:

– Đầu tiên là sự hoạt hóa thể đỉnh nhờ sự tiếp xúc của nó với lớp keo bao quanh noãn. Sau đó màng thể đỉnh (do sự biến đổi của phức hệ Golgi) kết hợp với màng tế bào của tinh trùng làm giải phóng ra các enzym thuỷ phân chứa trong thể đỉnh. Tác động của enzym này sẽ tạo một đường xuyên qua lớp màng keo của noãn đến tiếp xúc với bề mặt noãn.

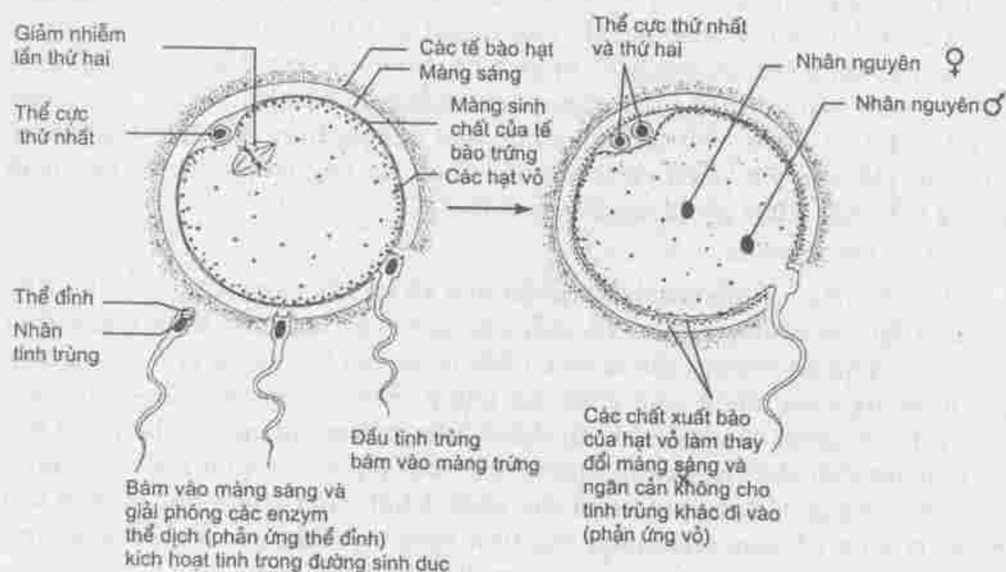
– Hình thành sợi thể đỉnh: Sợi thể đỉnh hình thành nhờ sự trùng hợp các phân tử actin dạng cầu có trong thể đỉnh để tạo thành dạng sợi. Quá trình trùng hợp hóa này xảy ra khi độ pH trong môi trường tăng lên nhờ các H^+ được phóng thích từ đầu tinh trùng vào môi trường. Sợi thể đỉnh của tinh trùng sau khi được tạo ra sẽ tiếp xúc với màng sinh chất của trứng và

khi đó xảy ra sự kết hợp giữa màng sinh chất của trứng với màng sinh chất của tinh trùng. Ở cầu gai, phản ứng ferlitizin - antiferlitizin kích thích các Ca^{2+} đi vào đầu tinh trùng gây vỡ và giải phóng chất chứa thể đỉnh. Sự đi vào của Ca^{2+} gây sự đi ra của H^{+} và thay thế bằng Na^{+}. Kết quả là làm tăng độ pH trong đầu tinh trùng dẫn đến sự trùng hợp actin để tạo sợi thể đỉnh.

Màng trứng và màng thể đỉnh hợp lại với nhau, dẫn đến sự hoà hợp các chất chứa của tinh trùng và trứng. Sau khi phần đầu và phần giữa của tinh trùng (ở động vật có vú thì cả phần đuôi vào nhưng sẽ bị tiêu biến) đã vào trứng, nhân của tinh trùng và nhân của trứng tiến lại gần nhau. Ở một số loài khác, nhân tinh trùng theo mức độ tiến gần tới nhân của trứng và các nhiễm sắc thể của tinh trùng cùng với các nhiễm sắc thể của trứng nằm ngay trong thoi phân bào do các trung thể của tinh trùng tham gia tạo nên.

Hợp tử lưỡng bội được tạo thành lúc này sẵn sàng phân cắt và bắt đầu giai đoạn phát triển phôi.

Sự kết hợp các nguyên liệu nhân và tạo hợp tử là kết quả cuối cùng của sự thụ tinh (hình 8.6).



***Hình 8.6.* Quá trình thụ tinh**

Khi tiếp xúc với tinh trùng, ở chỗ tiếp xúc giữa tinh trùng (hay sợi thể đỉnh) với màng sinh chất của trứng, có một mấu lồi được tạo nên, gọi là mấu thụ tinh, và tinh trùng được cuốn theo mấu đó vào trong trứng theo kiểu thực bào amip. Mấu thụ tinh được hình thành không phải ở tất cả các động vật.

Sự tiếp xúc và nhận biết các giao tử cùng loài gắn liền với hai chức

năng, gắn dính tinh trùng và gây phản ứng hoạt hóa thể đỉnh sau khi tinh trùng gắn vào. Quá trình gắn kết của hai giao tử của động vật có vú được thực hiện ở "vùng sáng" (zona pellucida) của noãn. Sự nhận biết các giao tử cùng loài trong thụ tinh còn gọi là tính đặc hiệu, có ý nghĩa sống còn đối với các động vật thụ tinh ngoài. Đối với nhóm động vật thụ tinh trong, tính đặc hiệu này chỉ mang ý nghĩa tương đối.

8.4.3. Cơ chế ngăn cản tinh trùng xâm nhập trứng sau thụ tinh

Sau khi tế bào chất của hai giao tử kết hợp với nhau, điện thế màng lập tức thay đổi. Màng noãn trở thành màng thụ tinh. Màng này có khả năng ngăn cản tất cả những tinh trùng còn lại xâm nhập vào trứng. Sự ngăn cản được thực hiện theo 2 cơ chế: tức thì và lâu dài.

a) Cơ chế tức thì

Ở cầu gai, sau khi tinh trùng xâm nhập trứng, điện thế màng của trứng đột ngột tăng từ –70mV thành +20mV. Trước khi tinh trùng xâm nhập trứng, nồng độ Na^+ bên trong tế bào chất trứng cao hơn nồng độ Na^+ ở môi trường ngoài, còn nồng độ K^+ bên trong tế bào chất của trứng thấp hơn nồng độ K^+ ở môi trường ngoài. Tuy nhiên sau khi tinh trùng xâm nhập trứng, các kênh Na^+ và kênh K^+ bị kích hoạt nên đã bơm Na^+ từ trong ra và K^+ từ ngoài vào làm thay đổi tương quan nồng độ của Na^+ và K^+ bên trong tế bào chất và ngoài môi trường, do đó dẫn đến sự thay đổi điện thế màng. Sự thay đổi này chỉ diễn ra trong vài phút, do vậy cơ chế ngăn cản tinh trùng kiểu này được gọi là cơ chế tức thì.

b) Cơ chế lâu dài

Cơ chế này có liên quan đến phản ứng vỏ và xảy ra muộn hơn, đầu tiên các hạt vỏ (cortical granule) vỡ, giải phóng ra các ion Ca^{2+} khỏi trạng thái liên kết trong bào tương của tế bào. Chất chứa của hạt vỏ đã làm tách màng noãn hoàng khỏi màng sinh chất của trứng. Sau đó, màng noãn hoàng kết hợp với chất chứa của hạt vỏ hình thành nên một màng mới gọi là màng thụ tinh, đồng thời chất này cũng hình thành một lớp hialin phủ lên màng sinh chất của trứng để tạo màng mới của phôi. Chất chứa trong hạt vỏ hấp thụ nước, trương nở, làm cho màng thụ tinh rộng ra, nâng cao khỏi màng sinh chất tạo nên xoang quanh noãn, còn gọi là xoang thụ tinh.

8.4.4. Sự kết hợp vật liệu di truyền

Đối với đa số động vật, chỉ có một tinh trùng xâm nhập vào trứng và kết hợp với trứng. Phần nhân và trung tử của tinh trùng biến thành nhân nguyên đực (male pronucleus), phần đuôi và ty thể sẽ bị phá huỷ trong tế bào chất của trứng.

Nhân nguyên đực của tinh trùng và nhân nguyên cái của trứng (female pronucleus) trương nở, tăng kích thước, nhiễm sắc thể trở nên thưa, dạng

hạt nhỏ. Sau đó, ở đa số động vật, hai nhân tiến lại gần nhau và hoàn toàn hoà hợp vào nhau khi các màng nhân vỡ và hình thành thoi phân chia duy nhất của lần phân cắt thứ nhất. Kết quả cuối cùng là tạo nên hợp tử chứa nhân lưỡng bội. Quá trình hợp nhân này diễn ra trong những khoảng thời gian khác nhau đặc trưng cho loài. Chẳng hạn quá trình hợp nhân của động vật có vú kéo dài 12 giờ, trong khi ở cầu gai chỉ là một giờ.

Nhân lưỡng bội ở nhiều loài không hiện diện ngay ở hợp tử ban đầu mà có thể ở giai đoạn hợp tử đã phân thành hai tế bào con (động vật có vú), hoặc sau nhiều lần phân chia riêng rẽ (từ 2 - 10 lần) như ở giun đũa.

Ở một số loài như cá mập, bò sát, chim, v.v... trong nhiều trường hợp không chỉ có một mà có nhiều tinh trùng cùng xâm nhập vào một trứng, nhưng cũng chỉ có một nhân tinh trùng là kết hợp với nhân trứng, các nhân tinh trùng khác đều dần tiêu biến. Qua sự thụ tinh tạo hợp tử lưỡng bội, nhân tinh trùng và nhân trứng đóng góp bộ nhiễm sắc thể đơn bội như nhau. Trong trường hợp *trinh sản* (parthenogenesis), trứng đơn bội có thể phát triển không qua thụ tinh, *ví dụ* sinh sản của loài ong mật, noãn phát triển không qua thụ tinh và phát triển thành ong đực đơn bội. Trong trường hợp khác (*ví dụ* một số loài cá), trứng không thụ tinh có thể phát triển thành cá thể lưỡng bội bằng cách tự nhân đôi bộ nhiễm sắc thể đơn bội thành lưỡng bội.

Đối với động vật có vú nói chung không xảy ra hiện tượng trinh sản. Hiện tượng chửa trứng dạng bọc ở người (hydatidiform mole) có nguyên nhân là do một tinh trùng thụ tinh cho một noãn đã bị mất nhân. Sau khi xâm nhập vào noãn, nhiễm sắc thể của tinh trùng sẽ tự nhân đôi hình thành bộ nhiễm sắc thể lưỡng bội. Nhưng tế bào noãn mang bộ nhiễm sắc thể lưỡng bội này lại không phát triển thành phôi mà thành một khối tế bào giống như tế bào nhau thai.

8.4.5. Sự hoạt hóa trứng thụ tinh

Sau thụ tinh, hợp tử bắt đầu có sự hoạt hóa nhằm khởi động các bước chuyển hóa tiếp theo trong quá trình phát triển sau này.

Trong tế bào chất của trứng có các nhân tố quyết định sự tạo hình (morphogenetic determinants). Các nhân tố này sẽ được phân chia vào các vùng tế bào nhất định trong quá trình phân bào và có khả năng hoạt hóa hay ức chế một số gen đặc hiệu ở tế bào ấy, từ đó hình thành nên các đặc tính biệt hóa riêng cho từng nhóm tế bào nhất định của cơ thể.

8.5. CÁC HÌNH THỨC THỤ TINH, ĐẺ TRỨNG, ĐẺ CON

8.5.1. Tiếp hợp

Tiếp hợp (conjugation) có thể xem là hình thức sinh sản hữu tính sơ

khai chỉ có ở động vật đơn bào, *ví dụ* như ở trùng lông *Paramecium*. Bình thường trùng lông sinh sản vô tính bằng nguyên phân, nhưng hai cá thể có thể tiếp hợp với nhau và trao đổi vật chất di truyền chứa trong nhân cho nhau. Sau đó, hai cá thể lại tách nhau ra rồi chúng lại tiếp tục sinh sản vô tính. Như vậy qua tiếp hợp, hệ gen của hai cá thể "bố" "mẹ" đã được tổ hợp lại. Đối với cơ thể bậc cao như thực vật và động vật, sinh sản hữu tính xảy ra bằng hình thức thụ tinh là sự kết hợp giao tử đực và giao tử cái để tạo nên hợp tử mang hệ gen tổ hợp từ hệ gen của "bố" và hệ gen của "mẹ".

8.5.2. Tự phối - tự thụ tinh

Đây là hình thức sinh sản hữu tính mà một cá thể có thể hình thành cả giao tử đực và giao tử cái, rồi giao tử đực và giao tử cái của cá thể này tự thụ tinh với nhau. Đó là hình thức tự thụ tinh ở các loài lưỡng tính sinh. *Ví dụ*, cơ thể hải miên (bọt biển) chỉ gồm hai lớp tế bào (lớp ngoài và lớp trong), chưa có cơ quan sinh sản phân hóa. Một loại tế bào của thành cơ thể giảm phân để hình thành tinh trùng có roi di động được hoặc trứng bất động. Cơ thể cầu gai có cả cơ quan sinh dục đực sản sinh tinh trùng và cơ quan sinh dục cái sản sinh trứng. Tinh trùng và trứng của chúng có thể tự thụ tinh cho nhau tạo hợp tử.

8.5.3. Giao phối - thụ tinh chéo

Đây là hình thức sinh sản hữu tính phổ biến nhất trong đó có hai cá thể, mỗi cá thể sản sinh ra tinh trùng hoặc trứng rồi hai loại giao tử đực và cái này thụ tinh với nhau. *Ví dụ*, giun đất là động vật lưỡng tính, nhưng không thể tự thụ tinh mà thụ tinh chỉ xảy ra giữa tinh trùng và trứng của hai cá thể khác nhau. Đa số động vật bậc cao như giun tròn, thân mềm, chân khớp, động vật có xương sống, phân hóa giới tính thành cá thể đực và cái; cá thể đực có cơ quan sinh dục đực (tinh hoàn) sản sinh ra tinh trùng, cá thể cái có cơ quan sinh dục cái (buồng trứng) sản sinh ra trứng. Tinh trùng thụ tinh với trứng tạo hợp tử mang hệ gen tổ hợp của hai "bố" "mẹ", do đó có tính đa dạng di truyền lớn hơn so với tự thụ tinh.

8.5.4. Thụ tinh ngoài

Đa số động vật ở nước thường đẻ trứng và xuất tinh trùng vào nước. Các giao tử sẽ gặp gỡ nhau một cách ngẫu nhiên. Đó là phương thức nguyên thủy nhất và ít kết quả được gọi là sự thụ tinh ngoài. Đối với động vật có hình thức thụ tinh ngoài, các cơ quan sinh dục ngoài (thứ sinh) chưa có, chỉ có các ống dẫn làm nhiệm vụ dẫn giao tử ra ngoài. Các động vật thụ tinh ngoài thường là động vật ở nước (*ví dụ* cá) và thường sản sinh số lượng tinh trùng và trứng rất nhiều.

8.5.5. Thụ tinh trong

Các động vật khác, đặc biệt là động vật ở trên cạn có các cơ quan sinh dục ngoài để vận chuyển tinh dịch từ cơ thể con đực vào cơ thể con cái, ở đây sự thụ tinh sẽ được xảy ra. Hình thức thụ tinh này gọi là thụ tinh trong. Nó đòi hỏi phải có sự phối hợp hoạt động của cả con đực và con cái. Nhiều loài còn hình thành các dạng tập tính phức tạp đảm bảo cho sự gặp gỡ và giao hợp của các cá thể khác giới trong một thời gian nhất định. Quá trình thụ tinh không chỉ là sự xâm nhập của tinh trùng vào trứng mà còn là sự kết hợp nhân của hai giao tử đơn bội để tạo nên hợp tử lưỡng bội, và có sự tổ hợp vật chất di truyền tạo nên đa dạng di truyền qua các thế hệ.

8.5.6. Đẻ trứng

Chim, đa số côn trùng và nhiều động vật không xương sống ở dưới nước thường đẻ trứng ra ngoài và từ trứng được thụ tinh sẽ nở ra con non. Những động vật như vậy được gọi là động vật đẻ trứng.

8.5.7. Đẻ con

Trứng rất bé của động vật có vú được thụ tinh và phát triển trong dạ con, phôi thu nhận chất dinh dưỡng từ máu của mẹ cho đến lúc cơ thể phát triển đến giai đoạn có thể sống độc lập. Những động vật như vậy được gọi là động vật đẻ con.

8.6. CÁC NHÂN TỐ ẢNH HƯỞNG ĐẾN SINH SẢN

8.6.1. Tác động của môi trường

Nhiều nhân tố môi trường ảnh hưởng lên sự sinh sản của động vật như ánh sáng, nhiệt độ, thức ăn.

8.6.2. Tác động của hoocmon

Tác động của hoocmon lên sinh sản thể hiện rõ ở động vật bậc cao. Tuyến yên tiết ra nhiều loại hoocmon, trong đó có hai loại hoocmon quan trọng kích thích sinh dục là FSH và LH.

a) Đối với con cái, FSH kích thích sự phát triển của noãn, còn LH làm noãn chín, gây rụng trứng, tạo thể vàng và kích thích thể vàng tiết ra hoocmon progesteron. Đầu tiên vùng dưới đồi tiết ra GnRH (nhân tố gây chế tiết FSH) kích thích thùy trước tuyến yên tiết ra FSH và LH gây hưng phấn làm noãn chín, đồng thời tăng cường sự phát triển của thể vàng. Buồng trứng cũng có tác dụng ngược trở lại bằng cách tiết ra estrogen và progesteron. Các chất này khi được tiết ra với số lượng ở mức tối đa sẽ tác động ngược lên tuyến yên và vùng dưới đồi, có tác dụng gây ức chế các cơ

quan trên tiết ra FSH và LH. Trường hợp trứng không được thụ tinh, thể vàng teo lại và thoái hóa; vùng dưới đồi kích thích lên tuyến yên làm tuyến này tiết ra FSH và LH; và một chu kỳ mới được phát động trở lại để hình thành nang noãn mới.

Progesteron ức chế sự rụng trứng không phải do kết quả trực tiếp tác động lên buồng trứng mà do sự ức chế tiết các nhân tố dưới đồi. Những thuốc chống thụ thai có chứa estrogen và progesteron tổng hợp cũng có tác dụng ức chế sự rụng trứng. Các hoocmon tự nhiên nhanh chóng bị phân hủy còn các hoocmon tổng hợp có khác ít nhiều với hoocmon tự nhiên về cấu trúc phân tử, vì vậy phân hủy chậm hơn nhiều. Khi uống các thuốc này vào thời gian ở giữa chu kỳ kinh nguyệt đã tăng cao ức chế tiết FSH và LH, vì vậy không xảy ra hiện tượng rụng trứng.

Dựa vào sơ đồ điều hòa tạo trứng, người ta có thể áp dụng phương pháp tránh thụ thai bằng uống thuốc tránh thai, vì những thuốc chống thụ thai có chứa estrogen và progesteron tổng hợp cũng có tác dụng ức chế sự rụng trứng. Ngoài ra, còn có các biện pháp tránh thụ thai khác như: dùng bao cao su, xuất tinh ngoài âm đạo, vòng tránh thai, v.v...

b) Đối với con đực, FSH kích thích sự phát triển của ống sinh tinh và tạo thành tinh trùng. LH tác dụng lên tế bào kẽ gây tiết hoocmon testosteron. Đầu tiên, vùng dưới đồi tiết ra GnRH (nhân tố gây chế tiết FSH) kích thích thùy trước tuyến yên tiết ra FSH để kích thích sự phát triển của ống sinh tinh và tạo thành tinh trùng; và tiết ra LH có tác dụng lên tế bào kẽ để gây tiết hoocmon testosteron. Khi LH gây hưng phấn, các tế bào kẽ tiết ra quá nhiều testosteron, chất này sẽ tác động ngược lên tuyến yên, gây ức chế ra LH. Tuy nhiên, toàn bộ lượng testosteron này chỉ đủ để gây ức chế LH nhưng vẫn chưa thể ức chế được sự tiết FSH. Có một loại hoocmon khác do các tế bào sinh tinh tiết ra có thể gây ức chế được FSH, đó là inhibin.

8.7. ĐIỀU KHIỂN SINH SẢN

8.7.1. Điều khiển sinh sản ở động vật

a) Điều khiển số con

Căn cứ vào số con đẻ trong một lứa có thể chia thành hai nhóm:

– *Nhóm đẻ nhiều con trong một lứa*, do có nhiều trứng cùng chín, cùng rụng và cùng được thụ tinh trong cùng một thời điểm. *Ví dụ*, thỏ và chó đẻ từ 4 - 5 con trong một lứa; lợn và chuột thường đẻ 6 - 12 con trong một lứa.

– *Nhóm đẻ một con trong một lứa*, do chỉ có một trứng chín, rụng và được thụ tinh. *Ví dụ*: trâu, bò, ngựa, khỉ, v.v...

Các nhà khoa học có thể tiến hành các thí nghiệm gây "đa thai" nhân

tạo. *Ví dụ*, có thể tiêm hoocmon tuyến dưới đồi não để làm nhiều trứng chín, rụng và thụ tinh cùng một thời điểm để cho nhiều thai.

Người ta cũng có thể nuôi hợp tử đang phân chia trong môi trường nuôi cấy đặc biệt, chứa enzym tripsin để tách riêng các tế bào con do hợp tử sinh ra, hoặc dùng tơ buộc thắt phôi non thành hai hoặc nhiều khối độc lập, rồi cấy trở lại dạ con, để được nhiều cá thể con sinh ra cùng một thời điểm.

b) Điều khiển giới tính của đàn con

Theo lý thuyết thì tỷ lệ đực: cái là 1: 1. Nhưng trên thực tế, tỷ lệ này có sự chênh lệch tùy loài.

Trong chăn nuôi có lúc cần nhiều con đực, có lúc cần nhiều con cái tùy thuộc vào mục đích chăn nuôi. Muốn tăng nhanh đàn gia súc, cần tăng nhiều con cái, mà không cần tăng con đực, vì có thể dùng thụ tinh nhân tạo, một con đực thụ tinh được cho nhiều con cái. Muốn thu hoạch trứng, sữa thì cần tăng số con cái. Muốn thu được nhiều thịt và các sản phẩm khác như len của cừu, tơ tằm, v.v... thì cần tăng nhiều con đực.

Tách tinh trùng thành hai nhóm: nhóm tinh trùng mang nhiễm sắc thể giới tính X và nhóm tinh trùng mang nhiễm sắc thể giới tính Y bằng các biện pháp kỹ thuật như: ly tâm, điện di, v.v...

Thụ tinh nhân tạo trong ống nghiệm, rồi nuôi hợp tử trong dung dịch nuôi dưỡng ở nhiệt độ thích hợp, chờ cho đến lúc thành phôi. Tế bào của thai cái có chứa một khối nhiễm sắc thể đậm màu gọi là thể Bar, còn tế bào của thai đực thì không. Tùy yêu cầu, có thể hủy phôi không thích hợp, hoặc cấy phôi thích hợp vào dạ con của con cái.

c) Thụ tinh nhân tạo

Tinh trùng được bảo quản ở trạng thái tiềm sinh trong dung dịch nuôi dưỡng ở nhiệt độ –196°C của nitơ lỏng nên có thể giữ khả năng thụ tinh hằng năm, hằng chục năm. Một số nước còn có "ngân hàng gen" cất giữ tinh trùng của các động vật quý hiếm.

Thụ tinh nhân tạo có hai biện pháp chủ yếu:

– *Thụ tinh ngoài cơ thể*. *Ví dụ*, "thụ tinh khô" đối với cá đã thành thục bằng cách ép nhẹ bụng cá để trứng chín trào ra một đĩa khô, rồi đặt tiếp sẹ của cá đực (tinh trùng) lên trên. Dùng lông gà đảo nhẹ để trộn đều trứng với sẹ rồi thêm nước để gây thụ tinh sẽ có hiệu suất rất cao (từ 80 - 90% so với khoảng 40% trong thiên nhiên).

– *Thụ tinh trong cơ thể cái*. Trong nitơ lỏng tinh trùng được bảo quản tốt trong dung dịch nuôi dưỡng ở nhiệt độ thấp thích hợp. Lúc thụ tinh, nâng nhiệt độ để tinh trùng phục hồi khả năng di động, sau đó phân chia tinh trùng thành nhiều mẫu với liều lượng thích hợp rồi đưa vào cơ quan sinh dục cái để thụ tinh. Biện pháp này thường áp dụng ở trâu, bò, lợn, v.v...

d) Nuôi cấy phôi

Kỹ thuật nuôi cấy phôi ra đời và phát triển trong những năm gần đây, tuy gồm nhiều biện pháp phức tạp song cũng thành công bước đầu và giải quyết được một số vấn đề trong tăng sinh ở động vật.

Ví dụ, để gây đa thai nhân tạo ở những động vật quý hiếm vốn chỉ đẻ một con trong một lứa, người ta tiêm hoocmon thúc đẩy sự chín và rụng của một trứng rồi lấy trứng đó ra ngoài. Tiến hành thụ tinh nhân tạo để được hợp tử, rồi tác động lên hợp tử đang phân chia để tách rời các tế bào con, v.v... Cấy riêng từng tế bào vào dạ con của những con cái "mang thai giúp" để được nhiều con từ một trứng đã thụ tinh.

8.7.2. Điều khiển sinh sản ở người

Sự gia tăng dân số đang tạo nên sức ép đối với môi trường cũng như đời sống xã hội của nhiều quốc gia hiện tại. Việc kiểm soát sự phát triển dân số đang là nhiệm vụ hàng đầu trong chiến lược quốc gia đối với sự phát triển một nền kinh tế xã hội bền vững ở nước ta, cũng như các nước đang phát triển khác. Theo dự đoán của UBQGDS - KHHGD, dân số Việt Nam đến năm 2020 sẽ tăng đến hơn 100 triệu người. Các biện pháp tránh thai cần được sử dụng rộng rãi như: dùng bao cao su, vòng tránh thai, thuốc uống tránh thai, xuất tinh ngoài âm đạo; hoặc dùng biện pháp đình sản (thắt ống dẫn tinh và ống dẫn trứng) nhằm thực hiện chiến lược kế hoạch hóa gia đình của Nhà nước đã đề xuất.

Hậu quả của việc đẻ nhiều, đẻ dày, phá thai tự nhiên: thủng tử cung, xuất huyết (nếu phá thai muộn), nhiễm trùng vùng chậu, thai ngoài tử cung, sa dạ con, vô sinh, có thể dẫn đến tử vong, ảnh hưởng đến tâm lý, sức khỏe và nòi giống.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Tái sinh ở động vật bậc cao khác với sinh sản vô tính ở chỗ nào?

2. Liệt kê ba kiểu xác định giới tính trên cơ sở nhiễm sắc thể.

3. Vẽ sơ đồ phân ly và tổ hợp nhiễm sắc thể quy định giới tính ở người và phân tích các sai lệch nhiễm sắc thể của các bệnh Down, Turner và Klinefelter.

4. Trình bày vai trò của hoocmon trong xác định giới tính.

5. Trình bày các nhân tố môi trường gây ảnh hưởng lên xác định giới tính.

6. Trình sản khác lưỡng tính sinh ở chỗ nào?

7. So sánh sự sinh tinh và sự sinh trứng ở người.

8. Mô tả các giai đoạn của quá trình thụ tinh tạo hợp tử.

9. Trình bày cơ sở khoa học của công nghệ nhân bản vô tính động vật và công nghệ tế bào gốc.

10. Nêu các ứng dụng điều khiển sinh sản ở động vật và các biện pháp kế hoạch hóa gia đình.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Nguyễn Như Hiền. 2006. *Giáo trình Sinh học tế bào*. Nhà xuất bản Giáo dục.

2. Nguyễn Như Hiền, Chu Văn Mẫn. 2002. *Sinh học Người*. Nhà xuất bản Khoa học và Kỹ thuật.

4. Nguyễn Như Hiền. 2005. *Sinh học đại cương*. Nhà xuất bản Đại học Quốc gia Hà Nội.

5. Nguyễn Như Hiền, Lê Đình Lương, Đái Duy Ban. 2005. *Những phát minh trong khoa học sự sống*. Nhà xuất bản Khoa học và Kỹ thuật.

6. Nguyễn Mộng Hùng. *Bài giảng Sinh học phát triển*. 1993. Nhà xuất bản Khoa học và Kỹ thuật.

7. Đỗ Ngọc Liên. 2004. *Miễn dịch học cơ sở*. Nhà xuất bản Đại học Quốc gia Hà Nội.

8. Vũ Văn Vụ (chủ biên). 1997. *Sinh lý Thực vật*. Nhà xuất bản Giáo dục.

9. Albert B., D. Bray, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, J. Watson. 1994. *Molecular Biology of the Cell*. 3^d ed. Garland Publishing, Inc. New York.

10. Blaustein M.P., Kao P.Y., Matteson D.R. 2004. *Cellular Physiology*. Elsevier, Inc. USA. New York.

11. Campbell N.A., Reece J.B. 2005. *Biology*. 7^th ed. Pearson - Benjamin Cummings. New York.

13. Berthet. J. 2006. *Dictionnaire de Biologie*. De Boeck. Paris.

14. Gilbert S. F. 2000. *Developmental Biology*. 6^th ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.

15. Lodish H., D. Baltimore, A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudaria, J. Darnell. 2001. *Molecular Cell Biology*. 5^th ed. Scientific American Books. New York.

16. Phillip W.D, Chilton T. J. 1991. *A Level Biology*. Oxford University Press. London.

17. Pollard T. D., Earnshaw W. C. 2004. *Cell Biology*. Saunders. An Imprint of Elsevier. Philadelphia.

18. Raven. P.H, Johnson G.B. 1999. *Biology*. 5^th ed. WCB Mc Graw Hill. New York.

19. Sperelakis N. 2001. *Cell Physiology*. 3th ed. Academic Press. New York.

20. Shier D., Butler J., Lewis R. 2004. *Human Anatomy and Physiology*. 10^th ed. Mc Graw - Hill - Higher Education. New York.

Chịu trách nhiệm xuất bản:
Chủ tịch HĐQT kiêm Tổng Giám đốc NGÔ TRẦN ÁI
Phó Tổng Giám đốc kiêm Tổng biên tập NGUYỄN QUÝ THAO

Tổ chức bản thảo và chịu trách nhiệm nội dung:
Chủ tịch HĐQT kiêm Giám đốc CTCP Sách ĐH–DN
TRẦN NHẬT TÂN

Biên tập nội dung và sửa bản in:
NGUYỄN HỒNG ÁNH
Trình bày bìa:
HOÀNG MẠNH DỨA
Chế bản:
ĐINH XUÂN DŨNG

SINH HỌC CƠ THỂ
(THỰC VẬT VÀ ĐỘNG VẬT)
Mã số: 7K703M7 - DAI

In 1.500 bản, khổ 16 x 24 cm, tại Xí nghiệp in Hà Tây.
Số in: 721/DAI; Số XB: 17 - 2007/ CXB/93 - 2217/GD.
In xong và nộp lưu chiểu tháng 3 năm 2007.



CÔNG TY CỔ PHẦN SÁCH ĐẠI HỌC – DẠY NGHỀ
HEVOBCO
25 HÀN THUYÊN – HÀ NỘI
Website : www.hevobco.com.vn

TÌM ĐỌC SÁCH THAM KHẢO CỦA NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

Bộ sách về công nghệ sinh học

1. *Tập một :* Sinh học phân tử và tế bào - Cơ sở khoa học của công nghệ sinh học	PGS. TS. Nguyễn Như Hiền
2. *Tập hai :* Công nghệ tế bào động vật và thực vật	GS. TS. Vũ Văn Vụ PGS. TS. Nguyễn Mộng Hùng
3. *Tập ba :* Enzyme và ứng dụng	GS. TSKH. Phạm Thị Trân Châu PGS. TS. Phan Tuấn Nghĩa
4. *Tập bốn :* Công nghệ di truyền	PGS. TS. Trịnh Đình Đạt
5. *Tập năm :* Công nghệ sinh học vi sinh và công nghệ môi trường	PGS. TS. Phạm Văn Ty TS. Vũ Nguyên Thành
6. Di truyền học	Đỗ Lê Thăng
7. Sinh học tế bào	PGS. TS. Nguyễn Như Hiền
8. Sinh học cơ thể	PGS. TS. Nguyễn Như Hiền
9. Sinh học phân tử tế bào và ứng dụng	TS. Võ Thị Thương Lan
10. Giáo trình thực vật học	GS. TS. Nguyễn Bá

Bạn đọc có thể mua tại các Công ty Sách – Thiết bị trường học ở địa phương hoặc các Cửa hàng của Nhà xuất bản Giáo dục :

Tại Hà Nội : 25 Hàn Thuyên ; 187B Giảng Võ ; 23 Tràng Tiền ; 232 Tây Sơn.

Tại Đà Nẵng : 15 Nguyễn Chí Thanh ; 62 Nguyễn Chí Thanh.

Tại Thành phố Hồ Chí Minh : 240 Trần Bình Trọng – Quận 5 ;
104 Mai Thị Lựu – Quận 1 ;
Cửa hàng 451B, 453 Hai Bà Trưng – Quận 3.

Tại Thành phố Cần Thơ : Số 5/5, đường 30/4.





Giá: 28.500đ